QK
665
.H

Bot
H

(Arbeiten aus dem Laboratorium für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität Zürich. 7.)

Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
(MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE SEKTION)

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

HARALD AXEL HUSS
AUS UMEÅ, SCHWEDEN.

BEGUTACHTET VON HERRN
PROF. DR. A. ERNST.

29/6 29. 9. 33

Verlagsbuchhandlung C. HEINRICH, Dresden-N.

1397

Printed in Germany

Meiner lieben Mutter gewidmet.

Inhalts-Übersicht.

Seite

I. Einleitung 1
II. Historischer Teil 2
A. Morphologisches 2
B. Die Bedeutung der Antipoden in der Phylogenie der Angiospermen 10
C. Die Bedeutung der Antipoden in Hinsicht auf die Ernährungsphysiologie des Embryosackes 12
III. Eigene Untersuchungen 18
A. Technisches 18
B. Morphologisches 19
1. Spezieller Teil 19
2. Überblick der Gestaltung der Antipoden in den besprochenen Gattungen und Familien 68
C. Mikrochemisches 69
1. Chemische Beschaffenheit der Antipodenmembran 69
2. Zuleitendes Gewebe und Postamentzellen 71
3. Mikrochemie der Zellen des Eiapparates 76
4. Die kutikularisierten Membranen der Samenknospe . . . 77
5. Inhaltsstoffe der Samenknospen 77
IV. Resultate der Untersuchungen 80
Verzeichnis der berücksichtigten Literatur 90
Erklärung der Tafeln 93

Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden.

Von

Harald Axel Huss

aus Umeå, Schweden.

Mit Tafel I bis VI und 15 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die Embryologie der Phanerogamen ist in den letzten Jahrzehnten von vielen Forschern studiert und teilweise, wenigstens in ihren äußeren Zügen, zum Abschluß gebracht worden. Die grundlegenden Untersuchungen in diesem Gebiete von Hofmeister wurden weiter ausgebaut durch solche Forscher wie z. B. Guignard, Hegelmaier, Strasburger u. A. Der Vorgang bei der Befruchtung, die Entstehung des Endosperms usw. wurden seitens verschiedener Botaniker klargelegt.

In den meisten von diesen und anderen, älteren und jüngeren Arbeiten, welche die Morphologie und Physiologie des Embryosackes der Angiospermen behandeln, finden auch die dem vegetativen Prothallium der niederen Pflanzen homologen Zellbildungen, die Antipoden, Erörterung. Sie werden entweder aus rein morphologischem Gesichtspunkte betrachtet oder es wird die Physiologie derselben mit oder ohne Berücksichtigung ihrer Morphologie diskutiert. Es haben sich mit den Antipoden Hegelmaier, Hofmeister, Strasburger und in neuester Zeit Goldflus, Ikeda, Lötscher, Osterwalder, Westermaier u. A. beschäftigt.

Besonders im letzten Jahrzehnte haben die Antipoden ein großes Interesse auf sich zu lenken vermocht, und zwar ist dieses Interesse besonders durch die Arbeiten von Westermaier angeregt worden. Westermaier stellte eine Theorie über die ernährungsphysiologische Rolle der Antipoden auf, die von den meisten Botanikern, die sich mit der Frage beschäftigten, angenommen wurde. Wenn auch die neueren Arbeiten auf diesem Gebiete auf Anregung Westermaiers hin entstanden sind, so läßt sich doch die ernährungsphysiologische Theorie der Antipoden, wie ich im historischen Teil zeigen will, auf Hofmeister zurückführen. In den letzten Jahren wurde die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden besonders eingehend von Goldflus, Ikeda, Lötscher und Osterwalder behandelt.

In der vorliegenden Arbeit will ich, gestützt auf eigene Untersuchungen an zahlreichen Vertretern der Familien *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* und *Papaveraceae*, versuchen, die Morphologie der Antipoden, wie auch ihre Bedeutung von physiologischem Gesichtspunkte aus unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur klarzulegen. Die Arbeit gliedert sich demgemäß in vier Teile. Der erste Teil behandelt Historisches, der zweite Teil die eigenen Untersuchungen über Entwicklung und Gestaltung der Antipoden, der dritte Teil enthält die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchung der Antipoden und der zu ihnen in Beziehung stehenden Gewebe und Inhaltsstoffe. Im vierten Teil schließlich will ich versuchen, die Ergebnisse der früheren Arbeiten auf demselben Gebiete mit denjenigen der eigenen zu vergleichen, um festzustellen, welche physiologische Bedeutung den Antipoden auf Grund der morphologischen und mikrochemischen Untersuchung (an eine experimentelle Behandlung der Frage ist zur Zeit wohl noch nicht zu denken) zugeschrieben werden kann. Als Schluß bringe ich eine kurze Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der Arbeit.

Der historische Teil der vorliegenden Studie, in welcher ich die mir bekannte, die Antipoden behandelnde Literatur so vollständig wie möglich referieren will, gliedert sich wieder in drei Teile. Im ersten sollen die bisherigen morphologischen Ergebnisse kurz zusammengefaßt werden, der zweite bespricht die Ansichten über die Bedeutung der Antipoden, die sich aus der Phylogenie der Angiospermen ergibt und im dritten Teil werden diejenigen Arbeiten besprochen, welche für eine ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden eintreten, dieselben als für die Entwicklung des Embryosackes ernährungsphysiologisch wichtige Organe betrachten.

II. Historischer Teil.

A. Morphologisches.

Die erste Arbeit, in welcher die Antipoden Erwähnung finden, datiert vom Jahre 1849 und hat als Verfasser Hofmeister (39). Der Autor erwähnt die Gebilde aber nur als „am Chalazaende entstandene, durch ihre beträchtliche Größe oft sehr ausgezeichnete Zellen"; irgend welchen Namen besitzen sie noch nicht. Dies ist aber der Fall in einer späteren Arbeit von Hofmeister — im Jahre 1858 —, wo er die Zellen als „Gegenfüßlerinnen der Keimbläschen" bezeichnet (40). Die Bezeichnung „Antipoden" bringt Hofmeister erst in seiner 1859 erschienenen Arbeit über die Embryobildung der Phanerogamen (41). Hier beschreibt er die Antipoden von *Asarum*, *Viscum* u. a. Gattungen. In vielen später erschienenen embryologischen Arbeiten findet man Angaben über die „Gegenfüßler", „Gegenfüßlerinnen" oder „Antipoden", wie z. B. bei Schacht 1860 (73), Vesque 1878 (91),

Strasburger 1878 (80), Hegelmaier 1878 (35). Die Verfasser der neueren Zeit benennen die in Frage stehenden Zellen in den meisten Fällen als „Antipoden". Westermaier ist zwar der Ansicht (97, S. 26), die Bezeichnung „Antipoden" sei „nur mehr historisch berechtigt". „Da dieselbe," sagt er, „für eine nicht geringe Anzahl von Fällen (Teil der *Gramineen, Nigella*) unzutreffend ist, so wird früher oder später dieser Name vielleicht ganz aufgegeben werden". Lötscher (55, S. 5), ein Schüler Westermaiers, ist dagegen der Meinung, „daß dieser Name nicht bloß historisch, sondern auch sachlich begründet ist", da die Antipoden „in ihrer Entwicklungsgeschichte und in ihrem vegetativen Verhalten allgemein eine dem Eiapparat entgegengesetzte Polarität zeigen". Meines Erachtens ist die übliche Benennung „Antipoden" sowohl von morphologischen als auch von physiologischen Gesichtspunkten aus zu rechtfertigen. Wenn indessen nach und nach die einheitliche Benennung für entwicklungsgeschichtlich gleichwertige, homologe Organe durchgeführt und anerkannt werden wird, so muß wohl auch die Bezeichnung „Antipoden" einer anderen, welche die Bedeutung dieses kleinen Zellkomplexes in der Phylogenie charakterisiert, weichen.

Wie der Name andeutet, nehmen die Antipoden im allgemeinen gegenüber dem scheitelständigen Eiapparat eine basale Lage im Embryosack ein. Von den am Chalazaende des Embryosackes entstehenden Descendenten des primären Embryosackkerns werden im allgemeinen drei zu den Kernen der Antipodenzellen. Diese nehmen in ihrem Jugendstadium eine je nach der Form des Embryosackes mehr oder weniger bestimmte Gestalt an. Bei einzelnen Monocotylen- und Dicotylen-Gattungen findet aber früher oder später während des weiteren Wachstums des Embryosackes eine mehr oder weniger auffallende Verlagerung der Antipoden statt. Hegelmaier (34) berichtet über seitliche Verlagerung der Antipoden bei *Mirabilis Jalapa,* und Westermaier (97), der die Entwicklung der Antipoden bei *Nigella*-Arten (S. 5) verfolgte, hat dieselbe Beobachtung bezüglich dieser Gattung gemacht. Bei *Briza, Hordeum, Secale* u. a. Gramineen beschreibt der letztgenannte Autor (97, S. 17) seitlich gelagerte Antipoden. Der betreffende Zellenkomplex von *Avena sativa* erfährt nach Tannert (86) „eine Verschiebung derart, daß er seitenständig wird". Ein analoges Verhalten der Antipodengruppe finden wir bei *Avena fatua,* deren Entwicklungsgeschichte Cannon (10) studiert hat. Auch Coulter (15, S. 80) konstatiert "lateral position of the antipodals" und zwar bei *Ranunculus septentrionalis.* In keinem Falle aber besitzen die Antipoden, soweit ich die einschlägige Literatur überblicke, von Anfang an eine seitliche Lage, sondern kommen erst sekundär, infolge besonderer Wachstumsverhältnisse des Embryosackes, in eine ihrer Bezeichnung nicht mehr entsprechende Stellung.

Die gegenseitige Lage der Antipoden ist verschieden, im allgemeinen aber für jede Gattung konstant. Entweder sitzen sie alle nebeneinander an der Basis des Embryosackes, in welchem Falle der Embryosack oft ein basal verbreitertes Ende besitzt, wie

z. B. bei zahlreichen *Ranunculaceen* (97, 62) oder sie bilden eine Reihe über einander gelagerter, von der schmalen, röhren- oder trichterförmigen Basis des Embryosackes wenigstens teilweise umschlossener Zellen. Das letztere ist der Fall bei *Mimosaceae* (25), wo von den drei Antipoden eine basal gelegen ist, die anderen zwei dagegen über dieser gelagert sind. Auch die Compositen, z. B. *Tussilago* (27), *Senecio* (61), *Silphium* (59), besitzen über einander gelagerte Antipoden. Benson (4) beschreibt in ihrer Arbeit über die Amentiferen die Antipoden von *Castanea* als eine aus sechs Zellen bestehende lange Reihe, die in dem sehr engen Ende des Embryosackes liegen. Bei *Lilaea subulata* hat Campbell (6, S. 16) eine obere, teilweise frei in den Embryosack hineinragende und zwei basale Antipoden gefunden. Auch Vesque (91) gibt für *Clematis vitalba* zwei obere und eine basal gelegene Antipode an; es beruht aber diese Angabe wahrscheinlich auf unrichtiger Beobachtung (siehe S. 121).

Findet man in der Literatur eine gewisse Übereinstimmung bezüglich der Lagerung der Antipoden im Embryosack, so kann dies nicht behauptet werden, wenn wir die Angaben über die Zahl der Antipoden bei den verschiedenen Pflanzen vergleichen. Daß die Zahl der Antipoden sehr wechselnd ist, ist ja sehr interessant und schon an sich ein Beweis dafür, daß der Antipodenkomplex, infolge der sehr verschiedenen Ausbildung innerhalb der Angiospermen, auch nicht in allen Fällen dieselbe physiologische Bedeutung innerhalb des Embryosackes zu haben braucht. Besonders auffallend ist aber, daß die Antipodenzahl bei den Gattungen derselben Familie, ja innerhalb der Arten derselben Gattung schwankt. Allerdings stimmen die Angaben verschiedener Autoren über dieselbe Pflanze nicht immer überein, sondern gehen oft weit auseinander. So gibt z. B. Treub (90, S. 185) an, daß Antipoden bei *Casuarina* vollständig fehlen („jamais il ne se forme d'antipodes dans les Casuarina"), während Frye (22, S. 106) „normally" drei Antipoden gefunden hat. Weitere Angaben über das vollständige Fehlen der Antipoden finden sich bei Hall (31) und Murbeck (63). Bei der von Hall untersuchten Pflanze, *Limnocharis emarginata*, bleibt der untere von den beiden ersten Embryosackkernen ungeteilt. Hall beschreibt den Vorgang der Embryosackentwicklung (S. 215) folgendermaßen: „After the first division of the megaspore nucleus the two daughter nuclei migrate to each end of the sac. The one that goes to the micropylar end passes trough the usual divisions to form the egg-apparatus and upper polar nucleus; while the one that goes to the antipodal end remains undivided." Nach Murbeck fehlen Antipoden immer bei *Alchemilla*-Arten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Ein ähnliches Verhalten wie *Limnocharis* zeigt *Helosis guayanensis*, bei welcher Chodat und Bernhard (13) festgestellt haben, daß derjenige Kern im Embryosack, welcher bei anderen Pflanzen die drei Antipoden und den unteren Polkern bildet, hier anstatt sich zu teilen für gewöhnlich frühzeitig degeneriert. Hofmeister (41) sagt über die Antipoden von *Viscum album*: „Die Zahl ihrer Antipoden schwankt zwischen ein und zwei. Nicht

selten fehlen sie völlig.“ Bezüglich der Antipoden von *Quercus* drückt sich Conrad (14) sehr vorsichtig aus; er schreibt (S. 414): „the presence of the antipodals was usually a motter of doubt.“ Über die Zahl der fraglichen Zellen bei der Gattung *Taraxacum* liegen mehrere Mitteilungen vor, die recht verschieden sind. Hegelmaier (33) gibt die Zahl zu vier bis fünf an, Schwere (78) fand die Normalzahl drei, Coulter und Chamberlain (16) wiederum führen an, es seien in ihrem Laboratorium in Chicago bei *Taraxacum* oft mehr als drei Antipoden beobachtet worden. Auch aus anderen Angaben geht hervor, daß offenbar die Zahl der Antipoden bei den Compositen kolossal schwankt. So werden angegeben für *Conyza* (27) acht bis zehn, *Tussilago* (27) vier, *Senecio* (61) zwei bis sechs, *Aster novae-angliae* (11) drei bis dreizehn und *Silphium* (59) „generally“ drei. Einmal fand Merrell (59) bei *Silphium* sieben Antipoden, „containing eight nuclei, with indications of amitotic division“. Ebenso schwankend scheint die Zahl der Antipoden bei *Castanea* (4), *Lysichiton* (8) und *Triglochin* (37) zu sein. Die erste besitzt sechs bis mehrere, *Lysichiton* acht oder auch eine größere Anzahl und *Triglochin* drei bis vierzehn Antipoden. Bei den *Ranunculaceen* und *Papaveraceen* wird die Anzahl der Antipoden in der Literatur meistens zu drei angegeben. Einige Ausnahmen seien hier erwähnt. Vesque (91), welcher den Embryosack von *Helleborus foetidus* beschreibt, hat in demselben nur zwei Antipoden gesehen, die, wie er sagt, wahrscheinlich durch Teilung einer einzigen Zelle hervorgegangen sind („procédant vraisemblement d'une seule cellule“). Ausnahmsweise fand Fischer (21) bei *Delphinium villosum* zwei Antipodenzellen; sonst sind bei dieser Pflanze „die sehr großen Gegenfüßlerinnen in Dreizahl vorhanden“. Bei den bis jetzt erwähnten Pflanzen bilden die Antipoden nur relativ kleine Komplexe aus wenigen Zellen, die gewöhnlich in die mehr oder weniger verjüngte Basis des Embryosackes eingepaßt sind. Eine weitaus stärkere Vermehrungsfähigkeit zeigen sie bei den Gramineen (41, 97, 10, 28), wo ein größerer Gewebekörper aus 12—36 oder mehr Antipoden gebildet wird. Ein ähnliches Verhalten finden wir bei *Sparganium* (9), welches, soweit bis jetzt bekannt ist, die höchste Anzahl aufweist; das Antipodengewebe besteht hier aus 100—150 Zellen. Auch die Araceen (9) zeichnen sich durch die hohe Zahl ihrer Antipoden aus; ein Komplex aus „not lass than a dozen antipodals“ bilden bei *Aglaonema* ein Gewebe, das in derselben Weise entsteht wie die Antipoden von *Sparganium*.

Bezüglich der Zahl der Antipoden und überhaupt des Vorkommens derselben dürften wohl hie und da in den Angaben der Literatur auch Verwechselungen mit anderen dem Embryosack nicht angehörenden Zellen stattfinden. Ein Beispiel hierfür liefert die Arbeit von Westermaier (98) über *Forsythia* und andere Oleaceen, wo der Verf. den jungen unentwickelten Nucellus, der hier frühzeitig von einem großen, dicken Integument umschlossen ist, als „Antipodenkörper“ ansah. Westermaier veröffentlichte allerdings später eine Berichtigung (99), der Fall mahnt aber zu Vorsicht bei der Deutung fraglicher Zellbildungen. Auch Lötscher (55) ist

im Irrtum, wenn er bei *Torenia* von einer einzigen Antipode spricht. Wie Ed. Schmid (76) in seiner im Zürcherlaboratorium ausgeführten Arbeit über Scrophulariaceen darlegen will, hat Lötscher das junge Chalazahaustorium für eine Antipode gehalten.

Die Form der Antipodenzellen ist weit mannigfaltiger als dies der Fall bei den Zellen des Eiapparates ist. Sie wird oft durch die Gestalt der Embryosackbasis beeinflußt oder bestimmt. Entweder, und dies scheint das gewöhnliche zu sein bei Pflanzen, wo die Antipoden von kurzer Lebensdauer sind, füllt die Antipodengruppe vollständig oder teilweise die mehr oder weniger breite oder röhrenförmige Basis des Embryosackes aus, oder sie verharrt nur in ihrer ersten Entwicklungsperiode auf diesem Formstadium. Mit zunehmendem Alter bildet sie einen mehr oder weniger von dem in der Basis des Sackes steckenden Teil abgesetzten, blasigen „Kopf". Eine bestimmte Form geht den Antipoden bei denjenigen Pflanzen ab, wo sie von sehr geringer Lebensfähigkeit sind, wie z. B. bei den Scrophulariaceen (3). Langgestreckte Antipoden kommen bei *Caltha* (87) vor, „pear-shaped cells", wie E. Thomas sagt. Hofmeister (41) beschreibt die Antipoden bei *Asarum europaeum* als sehr groß und in die Länge gestreckt. Dieselbe Gestaltung zeigen die Antipoden bei *Jeffersonia* (1), wo sie halb so lang wie der Embryosack sind. Bei den Rubiaceen *Vaillantia* und *Galium* (54) erscheint die unterste Antipode als eine Zelle von sehr langgestreckter Gestalt. Die beiden anderen oberhalb dieser liegenden Antipoden sind von wechselnder Form und bilden runde oder eckige Blasen. Birn- oder zylinderförmige Antipoden kommen bei *Zostera* (71) vor. Blasiges Aussehen besitzen sie bei *Helleborus* (91). Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß die Form der Antipoden bei ein und derselben Gattung ziemlich konstant ist. Ausnahmen kommen allerdings vor; ja sogar innerhalb ein und derselben Art kommen etwa beträchtliche Form- und Größenschwankungen vor. Beispiele hierfür werde ich bei der Besprechung der eigenen Untersuchungen anführen.

Wenn wir uns über die Größe der Antipoden in der Literatur erkundigen wollen, finden wir meistens nur Angaben wie „klein", „ziemlich groß", „sehr hervorragend" usw. Die absolute Größe ist bis jetzt nicht bestimmt worden. Meistens ist es schwer, aus den Abbildungen einer Arbeit sich auch ein Urteil über die relative Größe zu verschaffen, da die Zeichnungen aufeinander folgender Entwicklungsstadien oft bei verschiedener Vergrößerung gemacht werden. Wenn auch die Lebensdauer der Antipoden bei vielen Pflanzen eine sehr kurze ist, wird sich wohl doch auch in diesen Fällen immer ein Wachstum bemerkbar machen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Gattungen *Fumaria* (32), *Eranthis* (91), *Delphinium* (80) u. a. Ranunculaceen. Auch Ikeda (46) berichtet über die in älteren Stadien sehr großen Antipoden bei *Tricyrtis*. Durch experimentelle Versuche hat Shibata (79) festgestellt, daß die Antipoden bei *Monotropa* an Größe riesig zunehmen, wenn die Befruchtung verhindert wird. In befruchteten Embryosäcken bleiben

die Antipoden sehr klein und „gehen stets ohne jede weitere Ver- Veränderung allmählich zu Grunde“ (S. 709).

Das Größenverhältnis der Antipoden in ein und demselben Embryosack braucht nicht immer wie 1 : 1 zu sein. Bei *Vaillantia* und *Galium* (54) ist speziell die unterste Antipode sehr groß und lang, während die anderen zwei eine geringe Größe besitzen. Eine ähnliche, stärkere Entwicklung der untersten Antipode finden wir bei vielen anderen Pflanzen, bei Vertretern der Compositen (16), bei *Castanea* (1) u. a. Bei *Aster* (11) ist diese unterste Antipode sehr groß und blasenförmig erweitert. *Cacalia* (24) besitzt eine unterste Antipode, die oft viel größer ist als die anderen zwei, und die, wie Goldflus sich ausdrückt, „s'allonge en un tube“. Auch *Nicotiana* (29) besitzt Antipoden von verschiedener Größe.

Je eingehender das Studium der Antipoden mit der Zeit wurde, desto mehr Aufmerksamkeit zogen speziell die Kerne derselben auf sich. Nicht selten stehen sie im Vordergrund der Betrachtung und zwar insbesondere in denjenigen Arbeiten, welche eine Feststellung der physiologischen Bedeutung der Antipoden als Ziel hatten. Die Antipoden sind gewöhnlich einkernig. Zwei- und mehrkernige Zellen kommen aber doch bei einer nicht geringen Zahl von Pflanzen vor. Bekannt für ihre mehrkernigen Antipoden sind besonders die Vertreter der Ranunculaceen, welche schon von verschiedenen Forschern mehr oder weniger eingehend beschrieben worden sind. *Clematis* ist von Vesque (91) und Guignard (27) untersucht worden. Beide fanden mehrkernige Antipoden. (Der erstere vergleicht das Vierkernstadium der Zellen mit der Tetradenbildung bei den Pollenkörnern.) Guignard hat bei *Clematis* nur zweikernige Antipoden gesehen. In seiner embryologischen Arbeit über die Ranunculaceen beschreibt Mottier (62) mehrkernige Antipoden bei *Anemone, Anemonella, Aquilegia* und *Caltha*. Er hat bei *Anemone Hepatica* 10—12 Kerne beobachtet. Auch die Compositen besitzen hier und da mehrkernige Antipoden. So z. B. *Aster*, bei welchem Opperman (65) nur in einzelnen Fällen einkernige Zellen antraf, dagegen oft solche mit vielen Kernen. In Fig. 14 und 15 ihrer Arbeit zeigt uns die Verf. zwei Antipoden, von welchen die eine 14 verschieden große, die andere 19 kleinere Kerne enthält. Guignard (28) fand bei *Zea Mays* eine größere Anzahl mehrkernige Antipoden in der sehr engen Basis des Embryosackes. Derselbe Autor (27) beobachtete oft zwei Kerne in den hervorragenden Antipoden von *Cornucopiae*. Johnson (47) gibt die Zahl der Antipoden für *Heckeria* als drei — sechs — acht an; nach den Zeichnungen zu urteilen handelt es sich um mehrkernige Zellen, da nicht alle Kerne durch Wände getrennt sind. Schließlich verzeichne ich *Castanea vulgaris* als Beispiel für mehrkernige Antipoden. Benson hat hier in der großen untersten Zelle der Antipodengruppe mehrere Kerne gefunden (4).

In nicht wenigen Fällen finden wir Antipodenkerne, die besonders durch ihre Größe auffallen. Entweder besitzen dann alle Antipoden ein und desselben Embryosackes große Kerne oder es sind nur eine oder einige der Zellen hierdurch ausgezeichnet.

Als Beispiel für den erstgenannten Fall nenne ich die von Campbell (8) untersuchte *Lysichiton*; Fig. 17 seiner Arbeit zeigt Antipoden, deren Kerne ein Drittel bis zur Hälfte des Zellvolumens einnehmen. Von den oft erwähnten Compositen kann ich hier als Beispiel mit großkernigen Antipoden *Aster* (65) anführen. Die unterste Zelle der Antipodenreihe enthält hier den größten Kern. Auch die von Goldflus (24) studierte *Centaurea* wäre hier zu erwähnen. Unter den Ranunculaceen haben nach den Angaben der Literatur sehr große Kerne: *Eranthis* (34), *Aconitum* (66) und *Nigella* (97).

Die Nucleolen der Antipodenkerne finden im allgemeinen wenig Erwähnung, wenigstens für diejenigen Fälle, in denen sie nur in Einzahl vorhanden sind. Mehrnucleolige Antipodenkerne sind von Guignard (26, 27) und Mottier (62) bei verschiedenen *Hepatica*-Arten beobachtet worden.

Was die Entstehung der mehrkernigen Antipoden betrifft, wechseln die Meinungen sehr. Nur darin stimmen die Angaben überein, daß die Mehrkernigkeit erst nach der Bildung der Zellen aus dem einkernigen Stadium hervorgeht. Ursprünglich zwei- oder mehrkernige Antipoden sind noch bei keiner Pflanze bezeugt worden. Das mehrkernige Stadium der Antipoden geht stets aus dem einkernigen hervor, indem der Kern sich ohne nachfolgende Membranbildung teilt. Der Teilungsvorgang der Kerne findet nach den vorliegenden Angaben bald durch Fragmentation, bald durch Mitose statt. Belege hierfür durch Zeichnungen habe ich wenige gefunden. Nur in einzelnen Fällen, speziell in den später zu besprechenden Arbeiten über die *Ranunculaceae*, sind Zeichnungen beigegeben, die sofort klar machen, ob die Teilung auf die eine oder die andere Weise stattfindet. Ich will schon an dieser Stelle einen interessanten Fall erwähnen, der im folgenden Teil meiner Arbeit nicht besprochen wird. Die Antipodenkerne von *Stockhousia* teilen sich nach den Angaben Billings (5) durch Fragmentation. Es ist aber zu bemerken, daß die Antipodenkerne bei dieser Pflanze nur durch eine einzige Wand vom übrigen Embryosack getrennt sind. Ob die Zellwand vor oder nach den Teilungen angelegt wird, ist aus der genannten Arbeit nicht zu ersehen. Billings schreibt S. 274, nachdem er konstatiert hat, daß 8—10—15 Antipodenkerne entstehen: „das Ganze ist von einer Zellwand umschlossen". Die Vermehrung der freien Antipodenkerne bei der Bildung einer größeren Anzahl von Antipoden geschieht auch durch beide Teilungsmodi. In seiner Arbeit über *Lysichiton* (8) hält Campbell die Teilung der Antipodenkerne für karyokinetisch. Sicher ist er aber nicht, denn er sagt S. 161: „Whether fragmentation occurs as in the large multinucleate antipodals cells of some Ranunculaceae is doubtful, but there is a little question, that the early divisions are karyokinetic, and each division is followed by the formation of a division-wall". S. 163 sagt er aber in der Zusammenfassung seiner Arbeit: „There is no evidence, that the nuclei of the antipodal cells divide otherwise, than by karyokinesis". Ebenso unsicher

spricht sich Merrel (59) bezüglich der Kernteilungen in den Antipoden von *Silphium* aus. Er fand, wie ich schon im Vorhergehenden erwähnte, sieben Antipoden mit zusammen acht Kernen, welche „indications of amitotic division" zeigten. Die Teilungen der Antipodenkerne nach erfolgter Wandbildung bei den Juncaceen, die Laurent (52) beschreibt, sind wahrscheinlich als senile Teilungen, als Degenerationserscheinungen aufzufassen. Als solche sind wohl auch die Fragmentationsteilungen der freien Antipodenkerne bei *Tulipa Gesneriana*, wie sie Ernst (20) beobachtet hat, zu deuten.

Erst die in den letzten Jahren erschienene Literatur beschäftigt sich auch mit der Frage nach der chemischen Beschaffenheit der Antipodenmembranen. In den meisten früheren Untersuchungen sind keine Reaktionen gemacht worden, um auf mikrochemischem Wege sich Klarheit zu verschaffen, ob die Antipoden und die Zellen des Eiapparates nackte Zellen, Primordialzellen, oder mit Membran versehene Zellbildungen sind. Die ersten Angaben bezüglich der Membran der Antipoden finden wir bei Schacht (73); er beschreibt die „Gegenfüßler" als mit „fester" Membran versehene Zellen. Über die Membranen der Antipoden von *Crocus*, *Leucojum*, *Triticum* und den Ranunculaceen äußert sich Hofmeister (42 S. 114) folgendermaßen: „.... feste, elastische und ziemlich dicke Membranen." Ebenso unsicher beschreibt Coulter (15) die Antipoden der Ranunculaceen. Sie besitzen „distinct walls", sagt der Verfasser. Nach Hegelmaier (32) verdicken sich die Membranen der Antipoden der Ranunculaceen während der Entwicklungsperiode der Zellen und zwar „unter Annahme eines lichtbrechenden, dem mancher quellender Membranen ähnlichen Aussehens". Bei der Gattung *Daphne* entsteht nach Prohaska (69) „im unteren Ende des Embryosackes eine aus mehr als drei Zellen bestehende Gruppe kleiner membranloser, als Antipoden zu deutender Zellen". Die Antipoden von *Heckeria* (47) umgeben sich erst mit Membranen, nachdem die Eizelle und Synergiden schon Membranen gebildet haben. *Caltha* besitzt nach Hegelmaier (34, S. 20) „feste Membranen" und das von Strasburger (80, S. 38) studierte *Delphinium villosum* „feste Cellulosewände" vor der Teilung des primären Endospermkerns. In seiner Arbeit über die Embryologie von *Aconitum* hat Osterwalder (66) auch den Antipoden ein besonderes Kapitel gewidmet; er beschreibt hier die Antipoden auf Grund der ausgeführten Reaktionen als mit reinen Cellulosemembranen versehene Zellen. Lötscher (55) tritt dieser Ansicht entgegen und behauptet durch Reaktionen gefunden zu haben, daß (S. 28) die Wände der Antipoden aus „mit anderen Stoffen imprägnierter Cellulose" bestehen; diese Stoffe sind nach der Ansicht Lötschers „eiweißartige Stoffe", „welche das chemische Verhalten der Cellulose derartig beeinflussen", daß die Membranen mit Jodjodkalium und Schwefelsäure Gelbfärbung zeigen. In einem der späteren Kapitel werde ich auf diese Angaben von Lötscher zurückkommen.

Die Dauerhaftigkeit der Antipoden ist ein recht relativer Begriff, der von der Subjektivität des Forschers sehr abhängig

ist. Jedenfalls kann man aber von Antipoden ephemerer Natur sprechen, und diesen andere, die wirklich sehr lange erhalten bleiben, gegenüberstellen. Die Übergänge zwischen diesen Extremen sind indessen sehr zahlreich. Balicka-Jwanowska (3) sieht die Antipoden der Scrophulariaceen als recht dauerhaft an; „les antipodes," sagt die Verf. „sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien". Schmid (76) dagegen ist der Meinung, daß gerade in dieser Familie die Antipoden von sehr ephemerer Beschaffenheit seien, was wohl auch richtig ist, da sie im Vergleich zu den lebenskräftigen Antipoden anderer Familien nur kurze Zeit nach der Befruchtung noch gefunden werden. Allgemein gehen die zeitlebens freien Antipodenkerne sehr früh zu Grunde. Dies ist der Fall bei *Tulipa* (20), *Jasminum* (27) u. a. Nach Hofmeister (40), der sich auch betreffs der Ausdauer der Antipoden ausgesprochen hat, werden „die Gegenfüßler (S. 182) von dem Endosperm ein- bezw. ausgeschlossen (Ranunculaceen, *Mirabilis*) oder während der Entwicklung des Endosperms aufgelöst (*Crocus, Leucojum, Colchicum*)". Im ersten Fall handelt es sich also um sehr dauerhafte, im anderen dagegen um frühzeitig degenerierende Antipoden. Aster (65, S. 357) besitzt Antipoden, welche „persist until the embryosac is in a advanced stage of development", und bei *Taraxacum* „dürfte die Lebensdauer der Antipoden", nach Schwere (78, S. 42), „nicht geringer sein als die der Synergiden". Schwere fand „in Schnitten mit kugelförmigen, ziemlich vielzelligen Embryonen dieselben noch nicht alteriert". Ebenso lang erhalten bleiben die Antipoden bei *Sparganium* (8) und den Juncaceen (52). Die lebenskräftigsten Antipoden scheinen indessen die Ranunculaceen und Vertreter der Gattung *Piper* zu besitzen. Johnson (47, S. 324) sagt nämlich von den Antipoden bei *Piper medium*, daß sie, obschon sie sich niemals durch bedeutende Größe oder größere Anzahl auszeichnen, doch „persist .... in the ripe seed". Unter den Ranunculaceen finden sich viele Gattungen, deren Antipoden außerordentlich lang erhalten bleiben. Im morphologischen Teil meiner Arbeit komme ich natürlich hierauf zurück. An dieser Stelle nenne ich vorläufig als Beispiel solcher resistenter Antipodenzellen *Delphinium exaltatum*, von welchem Dunn (18, S. 284) in ihrer Arbeit über die Morphologie der Samenknospe folgendes sagt: „The antipodals .... persist in even the oldest seeds without traces of degeneration". Auf diese Bemerkung, ebenso auf die Bedeutung der festen Antipodenmembran für die Ausdauer dieser Zellen erlaube ich mir bei der Besprechung der Gattung *Delphinium* zurückzukommen.

B. Die Bedeutung der Antipoden in der Phylogenie der Angiospermen.

Über die Homologie der Antipodenzellen sind viele verschiedene Meinungen geäußert worden, sodaß ich mich damit begnügen muß, die wichtigsten Angaben in aller Kürze zu referieren.

Hofmeister (40) betrachtet die Antipoden als „unwesentliche Tochterzellen des Embryosackes". Erst in den Arbeiten von

Strasburger (80) und Vesque (91) aus dem Jahre 1878 finde ich die morphologische Deutung der Antipoden einläßlich diskutiert. Strasburger (80, S. 74) erklärt die gegenwärtig herrschende Ansicht, daß „die Gegenfüßlerinnen im Embryosack der Metaspermen als Rudimente des Prothalliumgewebes der Archispermen zu deuten seien" als auf einem Vergleich beruhend, der sehr künstlich erscheint. Er meint sogar (S. 80), die Gegenfüßlerinnen könnten mit den Kanalzellen der Archispermen verglichen werden, läßt aber die Richtigkeit dieses Vergleiches dahingestellt. Vesque hält die Antipoden für Prothalliumgewebe, denn er sagt S. 245: „d'antipodes .... peuves dans certains cas produire des prothalles, qui servent de nourriture à l'embryon et ne sont autre chose que de l'endosperme". Guignard (26) äußert keine bestimmte Meinung über die Bedeutung der Antipoden in der Morphologie der Angiospermen, denn er drückt sich bezüglich dieser Frage S. 201 wie folgt aus: „.... et qu'on peut considérer, soit comme un residu organique, soit comme un prothalle réduit". In seinem Handbuch der Botanik vom Jahre 1890 bezeichnet Warming (94) die Antipoden als „primordiales Nährgewebe", welchen Ausdruck Westermaier (98) 1896 acceptiert. Der letztgenannte Autor beschäftigt sich ja in seiner Arbeit aus dem Jahre 1890 (97) hauptsächlich mit der ernährungsphysiologischen Seite der Antipoden. Am Schluß der Arbeit bespricht er ebenfalls den „morphologischen Wert" dieser Zellen und bezeichnet sie als „Vorläufer des Endosperms" (S. 35) oder als „Anfänge des Endosperms" (S. 26). Diese Ansicht findet aber bei Goldflus keine Billigung (24); die Antipoden bilden kein „début de l'endosperme", meint die Verf., sondern ein „residu organique" oder ein „prothalle réduit". Die erste Arbeit, in welcher angenommen wird, daß die Antipoden mit den Zellen des Eiapparates verwandt oder homolog seien, hat Mann (58) als Verfasser. Mann, der die Entwicklung der Antipoden bei *Myosurus* verfolgt, sagt hierüber ungefähr folgendes: Die ursprünglich sexuellen Zellen übernehmen vegetative Funktion und bilden parthenogenetisch das primäre Endosperm („give rise to the primordial endosperm"). Wie schon erwähnt wurde, ist bei den Compositen oft die unterste Antipode sehr groß und enthält einen großen oder mehrere Kerne. Diese Zelle wird 1895 in seiner Arbeit über *Aster novae-angliae* von Chamberlain (11) als ein „antipodal oosphere" angesehen. Opperman (65) hegt Zweifel bezüglich dieser Deutung. Sie hat *Aster* ebenfalls eingehend untersucht, kann aber nichts ausfindig machen, was eine Deutung im Sinne Chamberlains zulässig erschiene. Schaffner (74) und Lotsy (56) betrachten auch die Antipoden als „homologue of the oosphere", bezw. als „second egg-apparatus". In seinen Studien über die Polyembryonie *Allium odorum* kommt Tretjakow (88, S. 16) zu der Schlußfolgerung, daß die Antipodenzellen den vegetativen Zellen des weiblichen Prothalliums der Farne homolog seien. Das Verhalten der Antipoden bei *Allium odorum* ist meiner Meinung nach von großem Wert zur phylogenetischen Deutung der Antipoden. Eine andere Arbeit, die mir hierfür ebenfalls wichtig erscheint, ist diejenige von Campbell (7) über die

Entwicklung des Embryosackes bei *Peperomia pellucida*. Verf. fand hier keine ausgebildeten Antipodenzellen, wohl aber eine Anzahl frei im Plasma des basalen Teiles des Embryosackes liegender Kerne, die er als Antipodenkerne deutet. „Diese Kerne bleiben nicht zusammen", sagt Campbell, „sondern sie rücken kurz nach der ersten Teilung im Embryo auseinander und sind nicht mehr als solche zu erkennen, wenn sie auch zum größten Teil in der unteren Hälfte des Embryosackes bleiben". Eine Endospermbildung soll vollständig ausbleiben. In seiner Arbeit über *Lysichiton* und *Sparganium* bespricht Campbell (8) die Homologie der Antipoden und äußert sich hierüber für *Sparganium* S. 157 folgendermaßen: „This group of antipodal cells functions as the endosperm in the early stages of development after fertilization", und betreffs *Lysichiton* S. 163: „It is evident, that we can no longer regard the antipodal cells as merely vestiges of the primitive prothallial tissue. It is true, that they probably represent this tissue, but that they may still be of importance physiological is amply shown ....". Wie aus diesen Zitaten hervorgeht, hat Campbell hauptsächlich die physiologische Rolle der Antipoden im Auge gehabt. Die morphologische Stellung der Antipoden ist hier in den Hintergrund getreten. Dies ist noch mehr der Fall in den Arbeiten, welche die Antipoden ausschließlich von ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus ins Auge fassen. Hier wird die vergleichende Anatomie so gut wie vollständig vernachlässigt, z. B. in der Arbeit von Westermaier (97) aus dem Jahre 1890. Westermaier, welcher zwar die Phylogenie der Antipoden kurz berücksichtigt, sagt hier S. 31: „In meinen vorstehenden Mitteilungen habe ich mich möglichst davon ferngehalten, auf dem Wege der vergleichenden Anatomie Schlüsse zu ziehen, wenn ich auch dieser Methode ihre wissenschaftliche Berechtigung nicht absprechen kann; jedoch lag es gerade in meiner Aufgabe, zu zeigen, daß man ohne diese, von anderen Gesichtspunkten ausgehend, gewisse Verhältnisse aufdecken kann." Ikeda (46) berührt in seinen Studien über die physiologische Rolle der Antipoden ihre morphologische Bedeutung gar nicht. Strasburger (84) faßt die im Embryosack sich abspielenden Vorgänge als fraktionierte Prothalliumbildung auf; dieser Ansicht tritt auch Lötscher (55) bei. Die in den letzten Jahren erschienenen Lehrbücher der allgemeinen oder systematischen Botanik (23, 48, 96, 85) stellen sich auch auf den Standpunkt Strasburgers, nachdem die Antipoden als ein Teil des fraktioniert angelegten weiblichen Prothalliums anzusehen sind.

C. Die Bedeutung der Antipoden in Hinsicht auf die Ernährungsphysiologie des Embryosackes.

Die Ansichten über die physiologische Rolle der Antipoden sind hauptsächlich drei. Nach der ersten sind die Antipoden vollständig inaktiv, also Zellen, die ohne jede physiologische Bedeutung für die Weiterentwicklung des Embryosackes sind. Zweitens

wird die Anschauung vertreten, daß die Antipoden ernährungsphysiologisch wichtig seien und nach der dritten Ansicht schließlich werden die Antipoden als eine Art Laboratorien betrachtet, in welchen, nach der Meinung der Autoren, die zur Ernährung des Embryosackes dienenden Stoffe synthetisiert werden.

Es wird nicht unnütz sein, an dieser Stelle die einschlägige Literatur über diese Frage kurz zu besprechen.

Beginnen wir mit denjenigen Arbeiten, welche die erste Ansicht, Inaktivität der Antipoden bei der Ernährung des Embryosackes, vertreten! Wenn auch Hofmeister (39) in seiner 1849 erschienenen Arbeit den Antipoden eine ernährungsphysiologische Rolle zuschrieb, sprach er in einem zehn Jahre später publizierten Werk (40) ihnen jede Funktion ab. „Die Gegenfüßler verhalten sich bei der Endospermbildung völlig passiv ....", schreibt er S. 182. Denselben Standpunkt verficht er 1867 (42), wobei er sich noch bestimmter ausdrückt und seine Ansicht dahin präzisiert, daß „die Gegenfüßlerzellen der Keimbläschen für die Umbildung des Eichens zum Samen bedeutungslos" seien. Vesque (91) bezeichnet in seiner 1878 in Annales des sciences nat. (Botanique) veröffentlichten Arbeit die Antipoden als Zellen „sans fonctions connus". In denselben Jahrbüchern (92) definiert er später seine Meinung folgendermaßen: „Au point de vue physiologique il faut refuser toute espèce de fonction." Hegelmaier (35) ist derselben Meinung wie Hofmeister (40), daß die Antipoden keinen Anteil an der Bildung des Endosperms nehmen. Einen speziellen Fall bilden die Antipoden bei den *Galium*-arten, bei welchen nach der Ansicht Lloyd's (54) nur eine von den drei Zellen aktiv sei, die beiden anderen dagegen vollständig bedeutungslos bleiben. Die Inaktivität der Antipoden wird auch von Billings (5) in der Zusammenfassung seiner Arbeit über die Entwicklungsvorgänge in der Samenknospe der verschiedensten Familien vertreten: „Die Antipoden nehmen bei den untersuchten Arten an der Entwicklung des Embryosackes keinen Anteil, denn sie werden von dem Endosperm aufgezehrt. Bei *Stockhousia* können sie vor der Befruchtung Teilungen erfahren, aber scheinbar ohne physiologischen Zweck."

In einer zweiten Gruppe von Arbeiten wird also die Ansicht vertreten, daß die Antipoden als ernährungsphysiologisch wichtige Organe zu bezeichnen seien, ohne daß indessen die Art ihrer Funktion näher bezeichnet würde. Während Schacht (73) die Rolle der Antipoden als unbekannt und ungewiß angibt, spricht sich Westermaier dahin aus (97), daß wenigstens bei den von ihm untersuchten Familien der *Ranunculaceae* und *Gramineae* die Antipoden „einen anatomisch-physiologischen Apparat" bilden und nicht als unnütze, rudimentäre Gebilde aufgefaßt werden dürften, die nur vom vergleichend-morphologischen Standpunkte aus verständlich wären. Guignard (26) hält wieder die Rolle, welche die Antipoden zu spielen haben, für „assez problematique" und Balicka-Iwanowska (3), welche unter anderen Familien in ihrer Arbeit die Pedalinaceen, Plantaginaceen und Scrophulariaceen behandelt, schreibt den Antipoden eine nur vorübergehende Rolle zu,

eine „fonction transitoire". In den letzten Jahren sind eine ganze Anzahl von Arbeiten erschienen, die sich mehr oder weniger einläßlich mit der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Antipodenzellen beschäftigen. Alle teilen den Antipoden eine wichtige Rolle bei der Ernährung des Embryosackinhaltes zu. Lloyd (54) bearbeitete die Rubiaceen; er kommt zu der Schlußfolgerung, daß die unterste, langgestreckte Antipode der untersuchten Pflanzen „appears to have a distinct and important physiological rôle". Die betreffende Zelle ist „probably active in the transportation of the food". Zu ungefähr ähnlichem Resultat kommt Campbell (8) bei der Untersuchung von *Sparganium* (S. 157), wo die Antipoden „present all the appearances of actively growing cells" und bei *Lysichiton* (S. 161), wo sie „are doubtless of physiological importance". Merrell (59) betrachtet die Antipoden bei *Silphium* als „conductive" und fügt noch bei „rather than digestive". Die Ranunculaceen besitzen nach Coulter (15) Antipoden, welche „give evidence of great activity until late in the endosperm formation". Opperman (65) ist der Meinung, daß die Antipoden als eine Art Transitozellen funktionieren; „their function is probably that of conveying nutrition to the developing embryo". Goldflus bespricht auf Grund ihrer Untersuchungen an Compositen die Anatomie und Funktion der in Frage stehenden Zellen. Nach der Meinung der Verf. (S. 5) spielen wahrscheinlich die Antipoden nicht bei allen Pflanzen dieselbe Rolle. Einige Angaben ihrer Resultate zeigen am besten, in welcher Richtung die Ansichten der Verfasserin gehen. Den Antipoden bei *Centaurea macrocephala* schreibt sie „un rôle d'absorption en faveur du sac embryonnaire" zu. Bei *Inula Helenium* funktionieren sie als „cellules digestives". In der Zusammenfassung ihrer Arbeit erteilt die Verfasserin schließlich den in eine Reihe angeordneten Antipodenzellen eine Rolle als „un sucoir dans la partie axiale de l'ovule". Laurent (52, S. 134) behandelt in sehr eingehender Weise die Antipoden der Juncaceen und sagt über die Funktion derselben folgendes: „Dans les Joncées, l'antipode dont j'ai suivi le développement a connue on l'a vue, un rôle nettement effacé." Rosenberg (71, S. 10) ist durch die Anordnung des Chromatins in den Kernen der Antipoden von *Zostera marina* von der ernährenden Tätigkeit derselben überzeugt. Auch Osterwalder (66) widmet den Antipoden einen großen Teil seiner embryologischen Untersuchung von *Aconitum Napellus*. Der Verfasser ist der Ansicht, daß die Antipoden bei *Aconitum* eine ernährungsphysiologische Rolle übernommen haben; für diese Bedeutung sprechen nach seiner Ansicht auch die Lage und das anatomische Verhalten sowohl der Antipoden als auch der ganzen Samenknospe. Auch in mehr referierenden Arbeiten wird derselbe Standpunkt vertreten, den Westermaier, Osterwalder, Goldflus u. A. einnehmen. Areschoug (2) acceptiert (S. 4): „antipodernas näringsfysiologiska uppgift ej blott såsom organ för uppsugandet af näring från nucellus och integumenten utan äfven såsom magasin för dylika ämnen." Areschoug fügt aber bei: „Huruvida de upptagna ämnena tillika

undergå någon kemisk omsättning lär väl näppeligen kunna med säkerhet afgöras.“ In den neueren Auflagen der bekannteren Lehrbücher der Botanik wird die Rolle der Antipoden ebenfalls besprochen. So z. B. im Bonner Lehrbuch (85), wo den Antipoden „häufig ernährende Funktion“ zugeschrieben wird. In seiner Organographie (23) spricht Goebel den Antipoden sogar das Vermögen der Enzymausscheidung zu. Er schreibt S. 804: „Den Antipoden kommt .... sicher eine Bedeutung für die Ernährung der Makrospore zu“, und S. 805: „.... die wir uns wohl ähnlich vorstellen können, wie die der .... Epithelschicht, d. h. sie sondern wahrscheinlich Enzyme aus, welche die Auflösung des Nucellusgewebes vermitteln, und sind bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt.“

Nach der dritten in den Angaben der Autoren vertretenen Ansicht sind die Antipoden Laboratorien, welche für die übrigen Zellen des Embryosackes Nährstoffe bereiten. Die erste Publikation, in der diese Ansicht vertreten wird, ist die bekannte Abhandlung „Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen“, 1849, von Hofmeister (39). Der Verfasser vertritt in dieser Arbeit (S. 59) den Standpunkt, daß die Antipoden die Nahrung für den werdenden Embryo „verarbeiten“. Wie aus dem vorher Gesagten hervorgeht, glaubt Areschoug (2), es sei wohl kaum möglich, zu entscheiden, ob die von den Antipoden aufgenommenen Stoffe in denselben irgendwelche chemische Veränderung erleiden. Johnson (47) äußert in seiner Arbeit über *Heckeria* die Vermutung, daß die Antipoden „possibly in the elaboration of food material“ tätig sind. Zwei Forscher, Ikeda und Lötscher, deren Arbeiten in den letzten Jahren erschienen sind, bleiben nicht auf halbem Wege stehen, sondern erklären die Antipoden als Zellen, welche entweder das Nucellusgewebe in ihrer Nähe auflösen oder die Nährstoffe in sich aufnehmen, um sie für den Embryosack umzuarbeiten. Ikeda (46), dessen Arbeit die physiologische Funktion der Antipoden bei *Tricyrtis* behandelt, sucht die Rolle der Antipoden durch die Struktur der Kerne und des Plasmas der Zellen, durch den Bau des angrenzenden Nucellus und schließlich durch verschiedene Reaktionen zu beweisen. Er sieht in den Antipoden „the metabolic centre for the absorption, elaboration and transportation of nutritive materials“ zu Gunsten des Embryosackes. Lötscher (55), welcher sich in seinen Darlegungen vorwiegend auf die Angaben der einschlägigen Literatur statt auf eigene Untersuchungen stützt, unterscheidet drei Typen von Antipoden, von welchen der erste eine auflösende oder resorbierende, der zweite eine verarbeitende oder umwandelnde Rolle spielt. Dem dritten Typus gehören schließlich diejenigen Antipoden an, die vorwiegend eine haustorielle Funktion haben.

Auf die referierten Arbeiten, speziell auf die beiden letzteren, komme ich später eingehend zu sprechen.

Die Längsstreckung der unterhalb der Antipoden anschließenden Nucelluszellen wird oft als Beweis für die oben besprochene Rolle

der Antipoden angeführt. Die langgestreckte Form und die reihenweise Lagerung dieser Zellen machen allerdings ihre Funktion als zuleitendes Gewebe außerordentlich wahrscheinlich. Die Bezeichnungen „Zuleitungsbahn", „Zuleitungszellen" sind von Westermaier (96) eingeführt, welcher Autor dieses Gewebe in typischer Ausbildung bei *Nigella* (S. 8) und *Aconitum* (S. 10) antraf. Ein speziell ausgebildetes Zuleitungsgewebe ist in der Literatur ferner für *Sedum* (43) beschrieben worden. D'Hubert nennt dieses zwischen dem Embryosack und der Chalaza bei *Sedum* befindliche Gewebe „système conducteur". Ebenso ist bei *Anemonella thalictroides* nach Mottier (62, S. 298) unterhalb der Antipoden „a strand of long narrow cells resembling the rudiment of a vascular bundle". Das zuführende Gewebe der Compositen, welches „une communication entre le sac embryonnaire et le tégument" bildet, wird von Goldflus (24) „la pseudo-chalaze" genannt und besteht aus viel kleineren Zellen als das Integumentgewebe. Bei den Oleaceen und Linaceen konstatiert Billings (5) eine aus gestreckten Zellen bestehende Leitungsbahn unter den Antipodenzellen. Schließlich beschreibt uns Ikeda (46) bei *Tricyrtis* ein aus sehr langen Zellen gebildetes Leitungsgewebe. Bei vielen Pflanzen fallen diese Zellen durch Gelbfärbung und das Lichtbrechungsvermögen ihrer Membranen sofort in die Augen, sie heben sich ganz besonders vom umgebenden Nucellusgewebe ab. Schon Hofmeister (41) hat sowohl bei Mono- wie bei Dikotyledonen am unteren Ende des Embryosackes ein bei durchfallendem Lichte durch dunklere Färbung ausgezeichnetes Gewebe gesehen. Er erklärt die dunkle Färbung dieses Gewebes „durch die Anwesenheit sehr zahlreicher, äußerst kleiner, mikroskopisch kaum unterscheidbarer, lufterfüllter Intercellularräume". Daß Hofmeister sich hierin geirrt hat, wird später gezeigt werden. Die Angaben über die chemische Beschaffenheit dieses unter den Antipoden liegenden Gewebes sind sehr divergierend. Westermaier (97) spricht bei *Aconitum Napellus* (S. 10) nur von Zellen, „deren Membranen eigentümlich schwärzlich aussehen". *Aconitum Napellus* ist auch von Osterwalder (66) untersucht worden. Er beschreibt auch das fragliche Nucellusgewebe und die braune Färbung desselben als „von der Cuticularisierung der Zellwände" herrührend. Goldflus (24) gibt an, daß die Pseudochalaza der Compositen begierig Safranin absorbiert; irgendwelche Schlüsse auf die chemische Zusammensetzung der Membranen zieht die Verfasserin daraus nicht. Ikeda (46) geht nicht auf die chemische Beschaffenheit der zuführenden Zellen ein. Dagegen hat Lötscher (55) Reaktionen bei *Anemone nemorosa* ausgeführt und beschreibt die fraglichen Zellmembranen danach als aus Cellulose bestehend, ein Befund, den ich später wie die Angaben Osterwalders für *Aconitum Napellus* zu berichtigen haben werde.

Hie und da finden sich in der Literatur auch Angaben über ein während der Entwicklung der Antipoden entstehendes Postament, eine in den Embryosack hineinragende Vorwölbung von mehr oder weniger auffallender Größe. Solche Postamente sind, soweit ich

die Literatur überblicke, nur bei einigen Gattungen der Ranunculaceen beschrieben worden. Hegelmaier (32) notiert solche „zapfenförmige Vorsprünge“ in seiner Untersuchung über die Entwicklung dikotyler Keime für verschiedene *Ranunculus*arten. Guignard (26) hat diese Postamente bei *Clematis* und *Hepatica* beobachtet; die Antipoden „adhèrent par une sorte de pédicule“, wie der Verfasser sich ausdrückt. Nach den Untersuchungen von Westermaier (97) und Osterwalder besitzt auch *Aconitum Napellus* ein derartiges Postament. Die Entstehung dieser Columella findet bei Westermaier (97) und Lötscher (55) eine verschiedene Erklärung. Westermaier schreibt die Ausbildung eines Postamentes der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes seitlich von den Antipoden zu. „Der Embryosack vertieft sich also,“ um die Worte des Verfassers anzuführen, „mit Ausschluß jener zentralen Stelle, auf welcher, von einem festen Fundament gehalten, die ‚Gegenfüßlerzellen‘ sich befinden.“ Lötscher (S. 20) erklärt die Sache nach Untersuchungen an verschiedenen *Ranunculus*species folgendermaßen: „Nahe liegt es, die Ursache davon“ — also die Entstehung des Postaments — „in der Resorption des Nucellus um dieses Postament herum zu suchen. Ausgesprochene Anzeichen liegen aber dafür nicht vor. Das Emporheben des Postamentes scheint vielmehr durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht, wofür auch das Aussehen des Postamentes und die gestreckten, an dasselbe seitwärts ansetzenden Nucelluszellen sprechen.“

Der erste Grund zur Aufstellung einer Hypothese über die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden war den bereits erwähnten Autoren wohl in erster Linie die oft auffallende Größe dieser Zellen und ihrer Kerne nebst dem Reichtum derselben an Plasma. Damit ließen sich dann leicht die folgenden Tatsachen in Verbindung bringen: Das Leitbündel des Funiculus endigt immer in der Chalazagegend; bei vielen Gattungen ist ein besonderes, als Leitungsbahn anzusprechendes Gewebe ausgebildet. Die Lagerung der Antipoden zwischen Embryosack und Chalaza, die Ergebnisse mikrochemischer Reaktionen betreffend den Inhalt der verschiedenen Zellen der Samenknospe.

Von Bedeutung schien für die physiologische Funktion der Antipoden auch die Tatsache, daß der Nucellus nach außen durch eine einheitliche, kutikularisierte Membran abgeschlossen ist. Diese ist von Westermaier (97) und Osterwalder (66) u. A. nachgewiesen worden. Das Vorkommen einer solchen Kutikula soll zur Folge haben, daß die Nährstoffe von den Integumenten auf keinem anderen Weg in den Nucellus resp. in den Embryosack hineingelangen können als durch die Chalaza.

Durch mikrochemische Reaktionen hat Westermaier (96, S. 6) eine „Stärkestraße“ zwischen Chalaza und Antipoden nachgewiesen; er fand dagegen niemals Stärke im Embryosack oder in den Antipoden, ausgenommen bei *Helleborus viridis*, wo Stärke in den Antipoden vorhanden war, „dieser letzten Station“, wo die Stärke

noch, nach Westermaiers Ansicht (97, S. 9), transitorisch auftreten kann. „Die Antipoden enthalten abwechselnd Stärke und sind davon wieder frei." Daraus schließt Westermaier, daß die Antipoden als „die letzten Zubereiter und Übermittler der in den Embryosack eintretenden Nährstoffe" funktionieren. Ikeda (46) stützt seine Hypothesen ebenfalls teilweise auf die Ergebnisse von Zucker-, Stärke- und Dextrinreaktionen. Die Antipoden von *Tricyrtis* enthielten Dextrin und die zuleitenden Zellen unterhalb derselben Zucker und Proteinkörner. Durch die Annahme, die Antipoden seien zur Bildung und Ausscheidung von *Enzymen* befähigt (23, S. 804), welche teils die Nucelluszellen auflösen, teils die in die Antipoden hineingewanderten Nährstoffe in eine für den Embryosack bezw. den Embryo geeignetere Form überführen, wird die Theorie von der ernährungsphysiologischen Bedeutung der Antipoden vervollständigt. Die Arbeit von Lötscher (55) verficht auf ungefähr demselben Grund wie Ikeda die Laboratoriumstätigkeit der Antipoden. Die Antipoden der Scrophulariaceen sollen nach Lötscher (S. 52) vor der Bildung des bekannten Chalazahaustoriums das Nucellusgewebe unter sich auflösen. Bei den Compositen dagegen haben die Antipoden, nach demselben Autor, die Funktion eines Haustoriums übernommen. Schließlich besitzen die Ranunculaceen unter anderen Familien Antipoden, denen eine stoffumwandelnde Tätigkeit erteilt worden ist.

III. Eigene Untersuchungen.

Die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Studien stützen sich auf Untersuchungen, welche ich im Laboratorium für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität Zürich unter Leitung des Herrn Professor Dr. A. Ernst während der Studienjahre 1903—1905 ausführte. Die Arbeit wurde anfangs des Wintersemesters 1903 in Angriff genommen und fand ihren Abschluß mit dem Beginn des Sommersemesters 1905.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Ernst, welcher meine Untersuchungen mit so großem Interesse verfolgt und mit gütigen Ratschlägen gefördert hat, meinen herzlichsten Dank abzustatten. Gleichzeitig erlaube ich mir Herrn Professor Dr. H. Schinz als Direktor des botanischen Gartens der Universität für die mir gütigst zur Verfügung gestellten zahlreichen Pflanzen meine Dankbarkeit auszusprechen. Mein früherer Lehrer, Herr Professor Dr. Arthur Meyer, Marburg, hatte die Liebenswürdigkeit, mir eine Anzahl Pflanzen aus dem dortigen botanischen Garten zu übersenden, wofür ich ihm meinen besten Dank sage. Des weiteren bin ich Herrn Dr. G. Hegi, München, für die Beschaffung reichen Materials aus dem botanischen Garten in München zu Dank verpflichtet.

A. Technisches.

Das Material für die Untersuchungen wurde an folgenden Orten eingesammelt:

Im Freien: In Zürich und Umgegend, an anderen Orten in der Schweiz und in Tirol.

Kultiviert: In den botanischen Gärten in Zürich, München und Marburg, im Alpengarten auf dem Schachen, Bayern und in den Quaianlagen der Stadt Zürich.

Die Pflanzen wurden immer zwischen $10^{h.\ a.\ m.}$ und $4^{h.\ p.\ m.}$ und in den meisten Fällen an sonnigen Tagen eingesammelt.

Als Fixierungsflüssigkeit habe ich ausschließlich absoluten Alkohol verwendet, in welchen die aufgeschnittenen Fruchtknoten oder die losgelösten Samenknospen eingelegt wurden. In der Regel wurde zum Fixieren so viel Flüssigkeit genommen, als daß sie das 20fache Volumen der Pflanzenteile betrug. Nach 5—7 Tagen wurde der Alkohol gewechselt. Nach weiteren 8 Tagen oder meistens längerer Zeit kamen die fixierten Teile zur Einbettung. Eingebettet wurde in der üblichen Weise in Paraffin mit Verwendung von Benzol oder Xylol als Einbettungsflüssigkeit. Im allgemeinen bekam ich bessere Resultate mit Benzol. Die im Paraffin von 52° Schmelzpunkt eingebetteten Objekte wurden mit dem Mikrotom in Schnitte von 6—40 μ zerlegt. Die Schnitte wurden in Serien auf gewöhnliche Objektträger aufgeklebt und in gebräuchlicher Weise für die Färbung vorbereitet. Als Tinktionsmittel wurde ausschließlich Delafield's Haematoxylin verwendet. Durch eine kurze Nachfärbung mit Magdalarot erzielte ich eine schöne Rotfärbung des Plasmas und der Nucleolen der Kerne. Die Form und Struktur der Nucleolen sind durch diese Tinktion sehr leicht zu konstatieren.

Die Figuren der Tafeln sind mit einzelnen Ausnahmen alle bei derselben Vergrößerung gezeichnet. Hierdurch gewinnt meines Erachtens die Arbeit an Wert, da man sich so über das Wachstum der fraglichen Zellen und ihrer Protoplasten während der Entwicklung leicht orientieren kann.

B. Morphologisches.

1. Spezieller Teil.

Die Familien und Gattungen sind im folgenden nach dem Engler'schen System (19) aufgeführt worden. Die untersuchten Pflanzen werden zunächst nach Gattungen zusammengefaßt. Nach der Besprechung aller Gattungen der von mir für die Untersuchungen zugezogenen Familien folgt eine vergleichende Zusammenfassung der Befunde innerhalb der Gattungen und Familien.

Die Morphologie der Antipoden ist im allgemeinen — wenigstens in großen Zügen — dieselbe für alle Spezies einer Gattung. Es hätte daher zu weit geführt und hätte Anlaß zu vielen Wiederholungen gegeben, wenn hier jede Art für sich ausführlich behandelt worden wäre. Die zur Beobachtung gelangten Unterschiede im Entwicklungsgange und in der Morphologie der Spezies derselben Gattung sind, soweit es möglich war, im Gange der Darstellung berücksichtigt worden.

Fam. Ranunculaceae.

§ Paeonieae.

Paeonia.

Untersuchte Arten:

Paeonia peregrina Mill.
Paeonia tenuifolia L.

Soweit ich aus der Literatur ersehen konnte, ist über die Embryosackentwicklung und im besonderen über die Antipoden von *Paeonia* noch nichts geschrieben worden.

Die mit zwei Integumenten versehene Samenknospe besitzt einen sehr dicken Funiculus, welcher mit der anschließenden Hälfte des äußeren Integuments im Schnitt wohl die halbe Fläche der Samenknospe einnimmt. Der Embryosack ist auf dem Achtkernstadium, wo alle Kerne noch frei im Embryosackplasma liegen, sehr lang und schmal und allseits vom Nucellusgewebe umgeben. In späteren Stadien ist seine Gestalt wesentlich anders. Der Nucellus ist zum größten Teil aufgelöst; nur am oberen Ende, an der Mikropyle, ist eine Kappe übrig geblieben. Ein trichterförmiger Teil der Basis ist auch von der Auflösung verschont worden. In diesem Trichter liegen die regelmäßig in Dreizahl vorhandenen Antipoden. Sie füllen den untersten Teil des Embryosackes vollständig aus, dicht aneinander anschließend. Eine für die Gattung charakteristische Anordnung oder bestimmte gegenseitige Lagerung der Antipoden konnte ich nicht beobachten. Die drei Antipoden lagern sich entweder in eine Reihe übereinander oder auch so, daß eine basal, die zwei anderen oberhalb dieser oder umgekehrt zu liegen kommen (Fig. 2). In wenigen Fällen stehen die Zellen nebeneinander in demselben Plan (Fig. 1). Die Form der Antipoden kann eine blasige sein; liegen sie aber in irgendwelcher Weise übereinander, so sind sie gewöhnlich unregelmäßig eckig. Der frei in den Embryosack hineinragende Teil der Antipoden ist immer schwach blasig aufgetrieben. Das Plasma der Zellen enthält meistens nur kleinere Vacuolen und bleibt immer von mehr homogener Beschaffenheit. Jede Antipode ist einkernig. Die Kerne sind relativ sehr groß ($25 \times 30\ \mu$ oder $20 \times 35\ \mu$), kugelrund oder von gestreckter Form und sehr reich an Chromatin in kleinen Körnern, welche gleichmäßig innerhalb des Kerns verteilt sind. In der Regel sind die Kerne mit je einem Nucleolus von normaler Größe und Form versehen; nur ausnahmsweise traf ich hier und da einen Kern an, der zwei Nucleolen enthielt; von diesen war dann immer der eine mehrmals größer als der andere. Die Nucleolen sind dicht von Chromatinkörnern umgeben, liegen also nicht in einem sog. hellen Hof. Die gleich unterhalb der Antipoden anschließenden Nucelluszellen zeichnen sich durch ihre Länge aus (Fig. 2). Sie bilden eine an der Basis des Embryosackes einige Zellen breite Zuleitungsbahn, die sich gegen das Ende des Funiculus-Leitbündels zu in der Chalaza fächerförmig ausbreitet. Seitlich schließen sich an diese zuführende Bahn

weitere längliche Zellen an, die ebenfalls direkt an den Embryosack, aber seitlich von den Antipoden anschließen. Die oben erwähnte Form behalten die Antipoden, so lange der primäre Endospermkern ungeteilt bleibt, bei. Sobald aber eine kleine Anzahl wandständiger Endospermkerne gebildet worden ist, treten Degenerationserscheinungen in den Antipoden auf. Die Zellen fallen zusammen, ihr blasiges Aussehen verschwindet, das Plasma bekommt allmählich immer größere Vacuolen und die Kerne nehmen eine unregelmäßige Form an. Die Nucleolen werden ebenfalls sehr vacuolig. Schließlich obliterieren die Antipoden (Fig. 3) vollständig, indem sie zu formlosen Massen zusammensinken, in welchen mehr oder weniger scharf umschriebene Chromatinklumpen, die sich kräftig färben, zu beobachten sind.

In mit Endosperm gefüllten Samen lassen sich keine Spuren von Antipoden entdecken.

Die beiden untersuchten Arten von *Paeonia* verhalten sich bezüglich der Morphologie der Antipoden ganz übereinstimmend.

In zwei Samenknospen von *P. tenuifolia* beobachtete ich je zwei nebeneinander liegende, langgestreckte Embryosäcke.

§ *Helleboreae.*

Caltha.

Untersuchte Art:

Caltha palustris L.

Zum ersten Mal werden die Antipoden von *Caltha palustris* von Hegelmaier (34) in seiner Arbeit über das Dikotylen-Endosperm behandelt. Er beschreibt sie als besonders kräftig entwickelte, mit festen Membranen versehene Zellen, die „mitunter in der Folge Verdoppelung des Kerns zeigen". Über die Entstehung dieser Kerne finden wir Angaben bei Mottier (62), welcher behauptet, die Kerne teilen sich durch Fragmentation, und bei E. Thomas (87), welcher im Gegensatz hierzu mitotische Teilungen der Antipodenkerne beobachtete. Sie beschreibt die Antipoden als „pear-shaped cells", welche noch lange nach der Befruchtung erhalten bleiben. Auch Lötscher (55) hat unter anderen Ranunculaceen *Caltha* untersucht und führt ihre Antipoden als Beispiel für mehrkernige Antipoden an. Außerdem hat Lötscher versucht, an *Caltha* die Beschaffenheit der Antipodenmembran nachzuweisen.

Die rundlichen oder mehr oder weniger gestreckten Polkerne verharren recht lange im freien Zustande, nebeneinander liegend, entweder in einer zentralen Plasmaansammlung des Embryosackes aufgehängt oder in der Nähe der Antipoden sich befindend. Ihre Vereinigung geschieht meistens in der Nähe des Eiapparates. Die Bildung der Antipodenzellen geht der Bildung des primären Endospermkerns gewöhnlich voraus. Sehr selten trifft man etwa Embryosäcke an, wo die Polkerne sich zur Vereinigung anschicken, während die Antipodenkerne noch frei im Plasma des Embryosackes liegen.

Die freien, an der Basis des Embryosackes befindlichen Antipodenkerne (Fig. 4) besitzen immer nur einen Nucleolus, sind

rundlich-oval und reich an Chromatin in nicht allzu kleinen Körnern. Die Umgrenzung der Antipodenzellen erfolgt, wie schon gesagt, vor oder während der Verschmelzung der Polkerne. Sie nehmen einen Teil der Basis des verkehrt eiförmigen Embryosackes ein und liegen nebeneinander in derselben Ebene. Diese gegenseitige Lage behalten sie auch später bei. Niemals traf ich anders gelagerte Antipoden an. Auf der ersten Entwicklungsstufe zeigen sie keine besonders charakteristische Form. Die an das Embryosackinnere grenzenden Membranen sind schwach konkav oder flach, das reichlich vorhandene Plasma vacuolenfrei und die in Einzahl vorhandenen Kerne gewöhnlich kugelrund und meistens einnucleolig. Der Chromatingehalt der Kerne ist auf diesen Stadien kleiner als der der Nucelluszellkerne (Fig. 5).

Auf einem bald früheren, bald späteren Stadium in der Entwicklung — entweder vor der Verschmelzung der Polkerne oder erst nach der Bildung des primären Endospermkerns — teilen sich jetzt die Antipodenkerne durch echte Karyokinese, wodurch die Zahl derselben auf zwei oder höchstens drei in jeder Zelle steigt. Es ist mir nicht gelungen, die Zahl der bei der Teilung der Antipodenkerne entstehenden Chromosomen zu bestimmen. Jedenfalls scheint sie eine ziemlich hohe zu sein. Fig. 8 zeigt Antipoden, welche vor der Verschmelzung der Polkerne schon zweikernig sind. Die Antipoden und ihre Kerne sind hier bedeutend kleiner als die in den Fig. 6, 7 und 9 veranschaulichten, welche letztere auch einem viel älteren Embryosack angehören. Fig. 6 zeigt die erste Teilung eines Antipodenkerns. In der nebenliegenden Antipode befindet sich der große, gebogene Kern im Spiremstadium. Fig. 9 stellt eine zweikernige Antipode mit einem ruhenden und einem in mitotischer Teilung begriffenen Kern dar. Die dreikernigen Antipoden sind nicht häufig. Gewöhnlich findet man in jeder Zelle nur zwei, meistens dicht aneinander anliegende Kerne (Fig. 7). Recht oft habe ich eine verschiedene Kernzahl in den Zellen einer Antipodengruppe bemerkt, so z. B. in zwei Antipoden eines Embryosackes je drei Kerne, in der dritten nur zwei; in anderen Fällen die eine mit zwei und die beiden übrigen mit je einem Kern usw.

Mit dem Eintritt der Befruchtung schlagen die Antipoden ein rasches Wachstum ein, ihr Volumen nimmt während der Existenz des primären Endospermkerns bedeutend an Größe zu. Die Wände wölben sich hervor, die Zellen werden zuerst blasenförmig, strecken sich und nehmen eine gestrecktere oder kürzere keulen- oder birnenförmige Gestalt an, sind aber noch vollständig von der Embryosackbasis seitlich umschlossen. Die Menge des Plasmas nimmt schon zu; dies beweist die kräftige Färbung, welche es mit Plasmafarbstoffen annimmt. Jetzt treten aber auch kleinere Vacuolen darin auf. Die Kerne vergrößern sich am meisten. Das Chromatin hat sich reichlich vermehrt, tritt uns aber viel feinkörniger entgegen als in den jungen, freien Antipodenkernen. Gewöhnlich findet man mehrere Nucleolen in den Kernen, die auf diesem Stadium nicht mehr kugelrund, sondern oval, mehr oder weniger gestreckt erscheinen.

Die Teilungsfähigkeit der Kerne ist nach dem oben Gesagten eine beschränkte; nachdem sie vollständig erloschen ist, nehmen die entstandenen Kerne mehr und mehr an Größe zu, bis sie einen Durchmesser besitzen, der drei- bis dreieinhalbmal so groß ist wie derjenige der freien Antipodenkerne. Gleichzeitig haben die Zellen selbst ihr Volumen vergrößert, dabei immer mehr die Form einer gestreckten Blase annehmend, die zum größten Teil frei in den jetzt sehr erweiterten Embryosack hineinragt. Während die jüngsten Antipoden eine Länge von etwa 25 μ und eine Breite von 10—15 μ erreichen, begegnen uns hier Antipoden, deren Länge auf 80 μ, die Breite auf 50—70 μ gestiegen ist. Die Kerne dieser großen Antipoden messen 28—30 μ im Diameter. Die nucleolenreichen Kerne — ich habe oft mehr als 30 Nucleolen in einem Kern beobachtet — fangen jetzt schon an Degenerationserscheinungen zu zeigen. Währenddessen hat sich der primäre Endospermkern geteilt. Die entstandenen Endospermkerne, welche ein- bis mehrnucleolig sind und sehr an Größe variieren (die Länge derselben wechselt von 15—40 μ, die Breite von 10—25 μ, Fig. 12), verteilen sich im Wandbeleg des Embryosackes. Die Zahl der freien Endospermkerne nimmt zu, besonders im unteren Teil des Embryosackes. Schließlich sind die Antipoden vollständig von im Wandplasma liegenden Endospermkerne überdeckt. Die Antipoden fallen jetzt allmählich zusammen. Das erste Zeichen der Degeneration einer Antipode zeigt sich, wie ich oben kurz bemerkte, im Verhalten ihrer Kerne. Diese bekommen Einschnürungen (Fig. 10), die immer tiefer werden; schließlich zerfallen die großen Kerne in viele kleinere Teilstücke, von welchen jedes einen oder mehrere Nucleolen enthält. Die Membranen der Antipoden werden gefaltet und das Plasma außerordentlich vacuolenreich; es bekommt ein schwammiges Aussehen. Je größer der vom Embryosack ausgeübte Druck wird, desto mehr fallen die Antipoden zusammen. Die Teilstücke der Kerne bilden schließlich einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen, die Nucleolen verschwinden und das Chromatin zerfällt in Fetzen und größere Körner, die schließlich aufgelöst werden.

In den reifen Samen sucht man vergebens nach Resten der Antipoden. Sie sind vollständig zu Grunde gegangen, aufgelöst und von dem sich entwickelnden Endosperm assimiliert worden.

Bezüglich der unter den Antipoden gelegenen Nucelluszellen möchte ich bemerken, daß hier zwar reihenweise angeordnete, direkt an die Antipodenbasis führende Zellen (Fig. 6) vorkommen, sie sind aber gewöhnlich quer zur Längsrichtung der Samenknospe gestreckt, also ganz anders gestaltet als bei *Paeonia*. Oft habe ich in jüngeren Stadien der Samenknospen beobachtet, daß gerade unter der Basis der Antipoden eine Zelle liegt, deren Form einer Pyramide mit abgeschnittener Spitze ähnlich ist. Von dieser Zelle strahlen die anderen Nucelluszellen gegen die Leitbündelendigung des *Funiculus* aus, ungefähr in derselben Weise, wie ich es für *Paeonia* beschrieben habe. Man möchte vielleicht die erwähnte Zelle als Sammelzelle für die in die Antipoden eintretenden Nährstoffe ansehen; es

schließen sich aber an diese Zelle mehrere langgestreckte Zellen, die alle seitlich von den Antipoden gegen die Seiten des Embryosackes hin gehen.

Trollius.

Untersuchte Art:

Trollius europaeus L.

Bis jetzt sind die Antipoden bei *Trollius* nur von Westermaier (97, S. 11) bearbeitet worden und zwar von rein ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus, ohne Berücksichtigung der Morphologie, ausgenommen die Kerne, welche nach Westermaiers Meinung „durch Teilungen Kerne für das werdende Endosperm erzeugen". Auf die Auffassung Westermaiers erlaube ich mir später zurückzukommen.

Die ersten Entwicklungsstadien der Antipoden bei *Trollius* stimmen mit den bei *Caltha* recht gut überein. Sehen wir uns z. B. einen Embryosack an, in welchem die Komponenten des primären Endospermkerns noch frei im Wandbeleg des Embryosackes liegen! An dem spitz ausgezogenen basalen Ende desselben finden wir die Antipoden als relativ kleine, etwa 30 μ lange Zellen, deren nach dem Inneren des Embryosackes zu gelegenen Wände entweder gerade oder ganz schwach konvex erscheinen. Sie zeigen ein von kleineren Vacuolen durchsetztes Plasma. In der Mitte der Zellen liegt je ein Kern von etwa 10 μ Durchmesser, kugelrund, einnucleolig und reich an Chromatin in kleineren und größeren Körnern, die hauptsächlich an der Peripherie des Kerns gelagert sind. Während der Entwicklung durchlaufen die Antipoden hier wie bei *Caltha* ein etwa keulenförmiges Stadium (Fig. 13), auf welchem sie noch einkernig sind. Die „Köpfe" der Antipoden nehmen ein immer blasigeres Aussehen an. Die Vacuolen des Plasmas sammeln sich jetzt mehr und mehr am oberen Ende der Zellen, wo sie meistens in Ein- oder Zweizahl vorkommen, während der untere Teil der Antipoden von vacuolenfreiem oder vacuolenarmem Plasma fädiger Struktur gefüllt ist. Wie bei *Caltha* entwickeln sich jetzt aus den keulenförmigen Antipoden mehr oder weniger gestreckte, zum größten Teil frei im Embryosack liegende Blasen, deren Wände straff gespannt sind. Die Zahl der Kerne hat sich in jeder Antipode verdoppelt (Fig. 14). Die Art der Entstehung dieser Kerne habe ich nicht beobachten können. Wahrscheinlich ist wohl, daß die Teilung karyokinetisch verläuft. Bis hierher laufen also die Entwicklungsstufen der Antipoden bei *Trollius* und *Caltha*, wenigstens was die äußeren Züge betrifft, ziemlich parallel. Von jetzt an schlagen aber die Antipoden von *Trollius* eine Entwicklung ein, die sich vollständig mit derjenigen der im folgenden zu besprechenden Gattung *Aquilegia* deckt.

Der Embryosack vergrößert sich immer mehr, wobei die denselben umhüllenden Nucelluszellen an Zahl zunehmen. Durch Auflösung des die Antipodenzellen in ihrer Jugend seitlich umschließenden, basalen Nucellusgewebes nimmt der Embryosack nach

unten an Länge zu. Die Auflösung dieses letztgenannten Gewebes geht so weit, daß die Antipoden schließlich von einem recht ansehnlichen Postament getragen werden. Die Antipoden haben aber noch lange nicht die höchste Stufe ihrer Entwicklung erreicht. Der noch ungeteilte primäre Endospermkern hält sich im allgemeinen in der den Antipoden anliegenden Plasmaansammlung auf. Er ist von keiner auffallenden Größe. Die Antipoden sind blasenförmig, zweikernig und besitzen ein vacuoliges, im unteren Teile sich besonders kräftig färbendes Plasma. Die am oberen Ende der Zellen sich anhäufenden Vacuolen fließen zusammen, eine einzige große Vacuole bildend. Die beiden einander dicht anliegenden Antipodenkerne nehmen immer an Größe zu, so auch die Antipoden selbst, welche jetzt eine Länge von 50 μ und eine Breite von 35 μ aufweisen (Fig. 15). Wie gesagt, entsprechen diese Masse aber nicht der Maximalgröße der Antipoden.

Nach der Teilung des primären Endospermkerns strecken sich die Zellen kolossal, der Umfang nimmt auch bedeutend zu, bis sie eine Größe von 150 × 50 μ erreicht haben. Die Kerne der Antipoden zeigen jetzt Neigung zur Verschmelzung miteinander; meistens sind sie schon verschmolzen oder sonst in Degeneration begriffen. Sie sind sehr groß, 30—40 μ lang, oval oder von unregelmäßiger Form, mit großen angeschwollenen, vacuoligen Nucleolen, die Einschnitte und Zeichen der teilweisen Auflösung zeigen. Das Plasma durchzieht in Form feiner Fäden das vacuolige Zelllumen. Der ganze Inhalt der Zellen ist zur Vergrößerung derselben und ihrer Kerne aufgebraucht worden.

Jetzt fängt die endgültige Degeneration der Antipoden an. Die Zellen werden zerdrückt und schließlich aufgelöst und dienen in letzter Instanz dem sich bildenden Endosperm als Nahrung.

Die reifen Samen zeigen keine Reste der Antipodenzellen oder vom Postamente, dessen Zellen nicht besonders widerstandsfähig sind. Da ihre Wände, wie im mikrochemischen Teil der Arbeit gezeigt wird, aus Cellulose bestehen, werden sie bei der Vergrößerung des Embryosackes aufgelöst.

Wie ich am Anfang der Besprechung dieser Gattung zitierte, ist Westermaier der Ansicht, daß die Antipodenkerne sich in späteren Entwicklungsstadien weiter teilen und sich zu Endospermkernen metamorphosieren. Aus meinen obigen Resultaten geht aber unzweideutig hervor, daß diese Meinung vollständig unrichtig ist. Die Antipodenkerne teilen sich, nachdem sie in Zweizahl in jeder Zelle vorhanden sind, nicht mehr. Hier und da kann man ja einen großen Antipodenkern antreffen, dessen Chromatin so angeordnet ist, daß er den Eindruck macht, als wäre er in Fragmentation begriffen. Die Antipodenkerne degenerieren hier in oben erwähnter Weise. Dazu möchte ich noch folgendes zufügen. Bei der Degeneration sammelt sich das Chromatin der Kerne in größeren Stücken oder Klumpen um den Nucleolus herum. Dieser bekommt eine sehr unregelmäßige Form und sieht infolge der großen Zahl der vor der Auflösung auftretenden Vacuolen schwammig aus. Scheinbar wird auch jetzt die Kernmembran aufgelöst, die Chromatin-

klumpen verteilen sich unregelmäßig im früheren Raume des Kerns und verschwinden schließlich, je mehr die Antipoden kollabieren.

Helleborus.

Untersuchte Arten:

Helleborus orientalis Lam.
Helleborus niger L.
Helleborus foetidus L.

Die in den siebziger und achtziger Jahren ausgeführten Untersuchungen über *Helleborus* betreffen alle dieselbe Art, *H. foetidus.* Vesque (91) und Hegelmaier (32) kommen zu ganz verschiedenen Resultaten bezüglich der Zahl der Antipoden. Vesque behauptet, es kämen nur zwei Antipoden vor, die sogar aus einer Zelle hervorgehen sollten, „procédant vraisemblement d'une seule cellule," wie der Verfasser sich ausdrückt. Aus Vesque's Arbeit geht nicht hervor, ob die Zweizahl der Antipoden etwa eine Ausnahme oder die Regel sei. Jedenfalls scheint die Beobachtung des Autors irrtümlich zu sein. Hegelmaier (S. 31), dessen Untersuchungen im selben Jahre wie die von Vesque erschienen, konstatiert regelmäßig drei Antipoden, die „von viel geringerer Dauer als bei den Ranunkeln sind". In seiner Arbeit über den Angiospermen-Embryosack erwähnt Guignard (27) bei der Besprechung von *Helleborus foetidus* die Antipoden nicht. Westermaier (97, S. 8) beschäftigt sich in seinen von ernährungsphysiologischem Standpunkte aus gemachten Studien mit *Helleborus viridis.* Die Morphologie der Antipoden findet aber hier ebensowenig wie in den früheren Arbeiten Berücksichtigung.

Obschon die Form und gegenseitige Lagerung der Antipoden bei den von mir untersuchten *Helleborus*-Arten recht verschieden bei den verschiedenen Spezies ist, ziehe ich es doch vor, alle Arten miteinander zu besprechen. Im folgenden will ich dann die für jede Art charakteristischen Merkmale angeben.

Die drei im unteren Teile des gegen die Basis hin mehr oder weniger zugespitzten oder röhrenförmigen Embryosackes liegenden Antipodenkerne (Fig. 16) umgeben sich relativ spät mit Wänden; bald geschieht das erst nach der Verschmelzung der beiden Polkerne, bald vor der Bildung des primären Endospermkerns. Der letztere Fall ist der seltener vorkommende. Je nach der Art, die wir vor uns haben, begegnet uns jetzt bezüglich der Lagerung der Antipoden ein ganz verschiedenes Bild. *H. orientalis* zeigt seine drei Antipoden entweder in demselben Plan oder auch übereinander gelagert, doch nicht in einer Reihe, sondern im allgemeinen so, daß eine basal und zwei oberhalb dieser liegen (Fig. 18). Bei *H. niger* treffen wir sie immer ohne Ausnahme alle drei in derselben Ebene nebeneinander (Fig. 19) und bei *H. foetidus* schließlich ist die Reihenanordnung typisch (Fig. 17). Es kommt auch andere Lagerungsweise der Antipoden bei *H. foetidus* vor, sowie bei *H. orientalis* z. B., die Anordnung derselben in einer Reihe, wo die eine Antipode über der anderen liegt, ist aber für *H. foetidus* charakteristisch. Somit gehören die Antipoden von *H. niger* dem Typus der meisten

Ranunculaceen an, *H. foetidus* dagegen mehr dem Compositen-Typus. *H. orientalis* nimmt eine Zwischenstellung ein.

Kehren wir zu den ersten Entwicklungsstadien der Antipoden zurück! Die Zellen besitzen hier gar keine hervorragende Größe oder eine besonders in die Augen fallende Form. Die Wände derselben sind gerade und die kugeligen Kerne weisen einen Durchmesser von etwa 10—12—15 μ auf. Die Kerne zeichnen sich auf diesem jungen Stadium durch ein feinkörniges Chromatin aus, welches die in Einzahl vorkommenden Nucleolen umgibt. Das Plasma ist beinahe homogen, also ohne auffallende Menge feinkörniger Substanz, besitzt aber recht häufig einzelne, kleinere Vacuolen, wie Fig. 17 zeigt. Die Größe der Antipoden ist auf diesem Entwicklungstadium eine ganz verschiedene. Bei der reihenweisen Anordnung derselben, wie bei *H. foetidus*, kann man eine Länge von 20—40 μ und eine Breite der Zellen von 20—35 μ messen. In einem Fall, wo zwei der Antipoden oberhalb der dritten lagen, war die Länge 40—50 μ, die Breite dagegen nur 20—25 μ. Messen wir schließlich die Antipoden von *H. niger*, finden wir, daß dieser Art die größten Antipodenzellen zukommt; ich habe z. B. die Länge = 50—60 μ und die Breite = 40—50 μ gefunden.

Die zwischen den Antipoden und der Leitbündelendigung des Funiculus liegenden Zellen zeigen nur selten eine langgestreckte Form. Dagegen bilden sie oft eine aus in Reihen angeordneten Zellen bestehende, zuführende Bahn.

Der primäre Endospermkern wächst jetzt immer mehr. Die Antipoden, welche eine freie Oberfläche haben, frei in den Embryosack hineinragen, bekommen ein blasenförmiges Aussehen. Bei *H. niger* sind die Zellen hier und da mit einem ganz kurzen Stiel in das Nucellusgewebe eingebettet, eine Erscheinung, der wir oft bei den Ranunculaceen begegnen. Der Embryosack vergrößert sich hier wie bei den anderen Arten teils durch Längenwachstum des Nucellus, teils durch Auflösung der seitlich von den Antipoden liegenden Zellen. Die Kerne, welche sich bis jetzt auf einem Maß von 10—12 μ hielten, wachsen bis zu einer Größe von 20 μ an. Das in früheren Stadien feinkörnige Chromatingerüst zeigt sich jetzt aus größeren, an der Peripherie des Kerns liegenden Körnern zusammengesetzt. Die Antipoden von *Helleborus niger* erweisen sich für gewöhnlich als plasmaarm.

Sobald sich der primäre Endospermkern geteilt hat und der jetzt große, ovale Embryosack nur einige wenige, frei im Wandbeleg liegende Endospermkerne enthält, zeigen die Antipoden Neigung zur Degeneration (Fig. 20). Die Wände der Zellen werden gefaltet, die Kerne werden immer undeutlicher und in ihren Umrissen schwerer erkennbar. Sehen wir uns einen Embryosack an, in welchem die Zahl der freien Endospermkerne eine recht große ist, treffen wir an Stelle der Antipoden nur noch einen Klumpen von Plasma, umgeben von ganz zusammengefalteten Membranen (Fig. 21). Von den Kernen ist hier und da ein dunkelblau gefärbter Klumpen mit undeutlichen Umrissen wahrnehmbar. Die besonders starke

Färbung des Plasmas um sie herum zeugt aber davon, daß sie jetzt allmählich aufgelöst werden.

Endlich möchte ich noch auf eine Beobachtung hier aufmerksam machen, die ich nicht nur bei den *Helleborus*-Arten, sondern auch oft bei anderen im folgenden zu erwähnenden Gattungen gemacht habe. In nicht allzu alten Embryosäcken, z. B. kurz vor der Teilung des primären Endospermkerns, besitzen die Nucleolen der Antipodenkerne und vorzüglich des primären Endospermkerns eine oder mehrere Vacuolen, wovon oft eine größere Anzahl kleinerer an der Peripherie des Nucleolus liegen, die um eine große, zentrale Vacuole herum angeordnet sind. Diese große zentrale Vacuole enthält nun oft nach meiner Beobachtung einen oder mehrere nebeneinander quer und kreuz liegende Kristalle von prismenähnlicher oder anderer langgestreckter Form. In mit Magdalarot gefärbten Präparaten nimmt nur die Grundsubstanz der Nucleolen, nicht aber die kristallähnlichen Gebilde, welche dabei farblos, oft stark lichtbrechend erscheinen, eine rötliche Farbe an. Eosin wird auch nicht von ihnen gespeichert. Über die Natur dieser Kriställchen bin ich also nicht im klaren. Nur das scheint mir deutlich hieraus hervorzugehen, daß wir die Nucleolen als „Körper" von recht heterogener Zusammensetzung ansehen dürfen.

Eranthis.

Untersuchte Art:

Eranthis hiemalis Salisb.

Eranthis ist oft Gegenstand der Untersuchungen über die sich im Embryosack abspielenden Vorgänge gewesen.

In der Literatur finde ich *Eranthis* zum ersten Mal bei Vesque erwähnt (91, S. 264). Dieser Autor hat richtig die enorme Größenzunahme der Antipoden beobachtet. Bald hat er aber eine einzige Antipode mit einem, zwei oder mehreren Kernen gefunden, bald zwei solche Zellen und in diesem Fall vier Kerne in jeder Zelle. Das unrichtige in dieser Beobachtung geht aus den Resultaten meiner Untersuchungen hervor. Guignard bringt in seiner Arbeit vom Jahre 1882 (27) nichts über die Antipoden von *Eranthis*. Dagegen zeichnet er einen Embryosack der betreffenden Pflanze mit drei Antipoden, jede mit einem Kern. Hegelmaier (34, S. 70) ist derjenige Forscher, welcher am einläßlichsten mit den Antipoden von *Eranthis* sich beschäftigt. S. 70 schreibt er über die fraglichen Zellen folgendes: „In Betreff der Antipoden ist zu bemerken, daß ihre großen Kerne konstant schon frühzeitig und schon vor der Befruchtung verdoppelt werden; in einzelnen Fällen werden sogar vier Kerne in einer Zelle gefunden. Die Gesamtzahl der großen, mit ebenfalls großen Nucleolen versehenen Kerne in dieser Zellengruppe ist daher stets wenigstens 6...." Den Vorgang bei der Verdoppelung der Kerne hat Hegelmaier nicht beobachtet.

Im folgenden will ich versuchen, die oben erwähnten Befunde zu vervollständigen. Die frühesten Stadien in der Entwicklung der Antipoden habe ich leider nicht finden können. Die jüngsten Blütenknospen, sogar solche, die noch im Boden steckten, zeigten

einen weit entwickelten Embryosack. Nur in einzelnen Fällen habe ich Embryosäcke beobachten können, deren Polkerne noch unverschmolzen nebeneinander lagen. Auf diesem Stadium sind die Antipoden zweikernig, etwas gestreckt blasenförmig, zum größten Teil von der Basis des Embryosackes umschlossen (Fig. 22). Das Plasma ist körnig, vacuolig. Die Kerne liegen meistens in der Nähe voneinander, sind kugelrund oder oval, einnucleolig und haben etwa 8 μ im Durchmesser. Das Chromatin ist in sehr gut differenzierten, relativ großen Körnern vorhanden. Nach der Verschmelzung der Polkerne, die, wie gesagt, sehr frühzeitig stattfindet, haben die Antipoden schon eine beträchtliche Größe erreicht. Die Länge der Zellen beträgt jetzt etwa 65 μ und die Breite derselben 30 μ.

Man beobachtet, wie auch Hegelmaier (34) angibt, sowohl zwei- wie vierkernige Antipoden (Fig. 23). Dabei ist zu bemerken, daß die Kerne in den ersteren immer etwa doppelt so groß wie die der vierkernigen Zellen sind. Die Kerne der zweikernigen Antipoden messen 20×25 μ, die der vierkernigen Zellen etwa 15×15 μ. Sie bleiben immer einnucleolig. Das Chromatin ist wie in früheren Stadien in relativ sehr großen Körnern vorhanden. Diese bestimmte Differenzierung des Chromatins führte unwillkürlich die Gedanken auf die von Rosenberg (72) aufgestellte Theorie über die Individualität der Chromosomen. Für eine Prüfung derselben liegt hier ein, wie es scheint, günstiges Objekt in den Antipodenkernen vor; eine solche wäre auch von sehr großem Interesse gewesen. Da ich aber leider die Kernteilungen in den Antipoden nicht beobachten konnte, mußte ich von dem Studium dieses Themas absehen.

Die Nucleolarstoffe nehmen jetzt immer mehr an Menge zu; von Vacuolen sieht man aber keine Spuren. Die Nucleolen färben sich kräftig mit Magdalarot und erscheinen vollständig homogen.

Die unterhalb der Antipoden gelegenen Zellen zeigen keine auffallende Anordnung; sie sind hier und da etwas gestreckt, bilden aber keine als solche anzusprechende Leitungsbahn und zeichnen sich nicht durch lichtbrechende oder gelb gefärbte Membranen aus.

Nach Beginn der Endospermkernbildung tritt auch in dem Plasma der jetzt voluminösen Antipoden eine Veränderung ein. Dieser immer mehr von kleineren und größeren Vacuolen durchsetzte Zellbestandteil bekommt am unteren Ende eine fibröse Struktur, wogegen das dem oberen Teil der Zellen angehörende Plasma vacuolig und körnig erscheint (Fig. 24). Ikeda (46) hat diese Umwandlung des Cytoplasmas auch in den älteren Stadien der Antipoden von *Tricyrtis* beobachtet; er beschreibt aber das Plasma der ganzen Zellen als „fibrillar“ (S. 50).

Die Antipoden von *Eranthis* gehören auf diesem Stadium zu den größten der von mir untersuchten Antipodenzellen. Die Länge derselben beträgt etwa 180 μ; die Breite ist gewöhnlich etwa 60 μ. In der Mitte der Zelle, welche jetzt die Maximalgröße erreicht hat, liegt der runde, mit einem großen, ovalen oder kugeligen Nucleolus versehene Kern, welcher hier 35×40 μ mißt. Wir sehen das

Chromatin als große, etwas unregelmäßig eckige Körner, die hauptsächlich an der Peripherie gelagert sind. Eine Kernmembran ist auch relativ leicht zu erkennen.

Die Degeneration und schließliche Auflösung dieser voluminösen, aber sehr vacuoligen Antipoden geht sehr rasch vor sich. Oft beobachtet man vor der Bildung eines Endospermgewebes das vollständige Verschwinden der betreffenden Zellen.

Bezüglich der Endospermbildung möchte ich darauf hinweisen, daß eine Ausstoßung von Nucleolarsubstanz bei den Kernteilungen nichts außergewöhnliches ist (Fig. 25 und 26). Hegelmaier (34) hat dieses Moment in der Endospermbildung nicht erwähnt. Wie Fig. 25 zeigt, kommen im während der Kernteilungen mehr grobkörnigen Plasma große Kugeln vor, die sich wie die Nucleolen anderer Zellen färben. Solche rot sich färbende Nucleolarsubstanz treffen wir als Kugeln von verschiedener Größe auch im während der Ruheperiode der Kerne mehr feinkörnigen Plasma des Embryosackes an (Fig. 26). Das Plasma des Embryosackes enthält oft stärkeähnliche Körner von verschiedener Größe.

Auch bei *Eranthis* konnte ich Kristalle oder kristallähnliche Gebilde in der zentralen Vacuole des Nucleolus vom primären Endospermkern beobachten. Ob aber diese Gebilde durch die Fixierung hervorgerufen worden sind oder schon im lebenden Kern existieren, habe ich nicht erforscht. Man findet sie auch oft in den Antipodenkernen und in den Kernen der somatischen Zellen.

Nigella.

Untersuchte Art:

Nigella arvensis L.

Was einem bei dem Studium der Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Nigella* am meisten in die Augen fällt, ist die allmählich seitliche Verlagerung dieser Zellengruppe.

Westermaier (97, S. 5) hat in seiner Arbeit von 1890 recht eingehend die diesbezüglichen Verhältnisse behandelt. Dazu macht er in der zitierten Abhandlung auf alles das aufmerksam, was seine Theorie über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden stützen kann. Dagegen läßt er den inneren Bau der Zellen vollständig unberührt. Hinsichtlich dieser Seite der Antipodenentwicklung informiert uns, wenn auch nur im Vorübergehen, die Arbeit über die Ranunculaceen von Guignard (28). Es heißt in dieser Arbeit S. 398: „A la base du sac, sur la ligne médiane ou sur le coté, se trouvent les trois antipodes, relativement très volumineuses et surélevées sur une sorte de coussinet. Dans les Nigelles, leur noyau est unique et ne paraît pas, comme dans d'autres Renonculacées, ce subdiviser dans le cours de son existence plus durable dans cette famille que dans beaucoup d'autres; car les antipodes persistent pendant un laps le temps assez considerable après la fécondation."

Obschon in diesen Zeilen von Guignard das wesentlichste und das wichtigste über die Antipoden von *Nigella* enthalten ist, erlaube ich mir hier den Entwicklungsvorgang dieser Zellen und

der in Beziehung zu ihnen stehenden Gewebe zu beschreiben. Es wird auch hierdurch eine irrtümliche Angabe von Westermaier berichtigt werden.

In ihrer jüngsten Entwicklung nehmen die Antipoden bei *Nigella* eine dem Eiapparat gegenüberliegende Stellung ein, sind also an der Basis des eiförmigen, ovalen Embryosackes angeheftet (Fig. 27). Von einer seitlich von den Antipoden tief einschneidenden Erweiterung des Embryosackes ist noch nichts zu bemerken. Der primäre Endospermkern, welcher eben aus seinen Komponenten entstanden ist, hat noch nicht die spätere Größe erreicht und befindet sich bald in der Mitte des Embryosackes, bald an der Antipodengruppe. Der Embryosack hat sich erst so viel auf Kosten des basalen Nucellusgewebes vergrößert, daß die Seitenwände der Antipoden nicht mehr in Berührung mit der Embryosackwand kommen. Die blasenförmigen Zellen ragen frei in den Embryosack hinein. Das zwischen den Antipoden und der Chalaza gelegene Gewebe ist zum größten Teil aus langgestreckten Zellen mit rundlichen oder gestreckten, nach der Chalaza zu größeren Kernen zusammengesetzt. Es sind dies die Zellen, welche Westermaier (97, S. 6) leitende Zellen nennt. Sie sind in keiner Weise durch irgendwelche natürliche Färbung oder Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet; ihre Wände bestehen, wie ich näher im mikrochemischen Teile dieser Arbeit angeben will, aus Cellulose. Die Antipoden zeichnen sich durch ihren Plasmareichtum und durch die auffallende Größe ihrer Kerne aus. Die Zellen messen im Durchschnitt 35 × 35 μ, während den Kernen, die bei dieser Gattung in jeder Zelle immer in Einzahl vorkommen, gewöhnlich eine Größe von 15 × 18 μ zukommt. Die Kerne enthalten in reichlicher Menge feinkörniges Chromatin und einen zentral gelagerten Nucleolus, welcher von einem kleinen, hellen Hof umgeben erscheint.

Die Größe der Antipoden nimmt während der Entwicklung immer zu. Auf einem Stadium, wo der primäre Endospermkern vor seiner Teilung steht, besitzen sie ein Maß von 35 × 40 μ. Die Kerne vergrößern sich oft langsamer; erst nach der Teilung des primären Endospermkerns kann eine bedeutende Volumenzunahme des Kerns wie überhaupt der Antipoden notiert werden. Der Embryosack zeigt aber ein rasches Wachstum. Wie Fig. 28 zeigt, ist hier schon eine seitlich von den Antipoden liegende kleine Vertiefung zu bemerken, die sich immer mehr durch Auflösung von Nucellusgewebe vergrößert. Die Auflösung erfolgt bald auf der der Raphe abgekehrten Seite, bald auf der anderen. Daß aber diese Erweiterung des Embryosackes nicht allein einseitig, sondern, wenn auch in viel geringerem Grade, anfänglich auch auf der anderen Seite der Antipoden erfolgt, beweist die allmähliche Bildung eines kleinen Postamentes, auf welchem die Antipoden schließlich liegen. Die Auflösung des Nucellus seitlich von den Antipoden geht jetzt so weit, daß diese zuerst eine schief basale Lage bekommen, die sich bald in eine rein laterale verändert. Die auf die Antipoden zu führenden Zellen werden hierbei ganz verdrängt und kollabieren schließlich vollständig. Wahrscheinlich werden sie teilweise auch

aufgelöst. Die Angabe Westermaiers, daß das zuleitende Gewebe bei diesem Auflösungsprozeß erhalten bliebe, wird hierdurch hinfällig. Die Antipoden „sinken“ jetzt, so zu sagen, gegen die Seite des Embryosackes hin und verharren hier in kleinerer oder größerer Entfernung vom Eiapparat. Während das Nucellusgewebe auf der einen Seite des Embryosackes aufgelöst wird und gleichzeitig in den äußeren Schichten mit dem Wachstum der Integumente gleichen Schritt hält, streckt sich dasselbe auf der gegenüberliegenden Seite, entweder durch Wachstum oder auch, wie die immer gestrecktere Form dieser Zellen anzeigt, rein mechanisch. Die seitliche Verlagerung der Antipoden bei *Nigella* ist also mit der später zu besprechenden Verschiebung der Lage der Antipodengruppe bei Ranunculus ungefähr gleich zu stellen. Nur bleibt bei Ranunculus das Postament bestehen. Es setzt sich auch aus ganz anderen Zellen zusammen, als dasjenige von *Nigella*. Während dieser Verlagerung nehmen die Antipoden immer mehr an Größe zu. Ihre Maximalgröße (Höhe = 80 μ; Durchmesser im stielförmigen Teil = 25 μ, im blasenförmigen „Kopf“ = 80 μ) erreichen die Antipoden vor der Entstehung eines festen Endospermgewebes. Die oben angegebene Größe ist an Zellen gemessen, die nur von einem Wandbeleg mit freien Endospermkernen umgeben waren. Die Antipodengruppe ist hier, wie aus der Fig. 29 ersichtlich ist, breit blasenförmig, mit einer schmalen stielähnlichen Basis. Man kann sich leicht durch die besonders dicke Hyaloplasmaschicht der Zellen verleiten lassen, zu sagen, die Zellmembranen seien von außerordentlicher Dicke. (Westermaier begeht scheinbar diesen Fehler beim Zeichnen der Antipoden von *Helleborus viridis*; siehe 96, Tafel III, Fig. 40!) Wie ein Querschnitt durch die Antipoden von *Nigella* zeigt, sind die Wände derselben aber nicht besonders dick (Fig. 30). Das Plasma ist sehr reichlich vorhanden, besonders im unteren Teil von mehr oder weniger fibrösem Aussehen. Die Kerne halten sich immer in der Mitte auf und zeichnen sich sowohl durch Größe (40 × 30 μ) wie durch ihren Chromatinreichtum aus. Sie befinden sich schon auf dem Anfangsstadium der Degeneration. Ihre Umrisse sind nicht genau zu erkennen, und das Chromatin ist in großen Körnern oder in unregelmäßigen Massen vorhanden. Von den Nucleolen, die sehr vacuolig geworden sind, sieht man nur Reste. In Embryosäcken, die ein einschichtiges Endosperm besitzen, sind die Antipoden zu kugelförmigen Gebilden zusammengedrückt. Die Stiele sind nicht mehr zu sehen. Die übrig gebliebenen Blasen sind aber meistens straff gespannt; hier und da machen sich in den Wänden feinere Falten bemerkbar. Das vacuolenreiche schaumige Plasma und die Kerne zeigen aber deutliche Anzeichen zum Kollapsus. In den Kernen zerfällt das Chromatin in Klumpen. In reifen Samen ist für gewöhnlich von Antipoden nichts mehr vorhanden.

Isopyrum.

Untersuchte Art:

Isopyrum fumarioides.

Die Samenknospen dieser Pflanze sind anatrop und von zwei Integumenten bedeckt. Der ovale Embryosack hat seinen Platz in der oberen Hälfte des Nucellus und zeigt die für einen normalen Embryosack charakteristischen Verhältnisse und Anordnung der innerhalb desselben gelegenen Zellen.

Da mir nicht alle Stadien zur Verfügung standen, fangen wir die Beschreibung der Entwicklung der Antipodenzellen auf dem doch relativ frühen Stadium an, wo der primäre Endospermkern allem Anschein nach eben entstanden ist. Fig. 31 zeigt die Antipoden und den primären Endospermkern vor der Befruchtung. Der Schnitt ist einer jungen Blütenknospe entnommen. Die als gestreckte Blasen ausgebildeten Antipodenzellen, welche immer in Dreizahl vorkommen, zeichnen sich auf dem erwähnten Stadium im Vergleich zu den Antipoden vieler anderer untersuchten Pflanzen auf derselben Altersstufe durch keine besondere Größe aus. Sie haben eine Länge von 20—25 μ und eine Breite, die gewöhnlich 12—15 μ beträgt. Die Antipodengruppe nimmt aber hier schon etwa ein Drittel des kleinen Embryosackes für sich in Anspruch. Sie ist aus in derselben Ebene um eine gemeinsame Achse herum gelagerten Zellen zusammengesetzt. Ihre Kerne sind kugelig und klein (7—8 μ), immer einnucleolig und enthalten Chromatin in Form kleiner, wohl voneinander getrennter Körner, die an der Peripherie der Kerne gehäuft sind. Das reichlich vorhandene Plasma dieser jugendlichen Zellen zeigt nur kleine Vacuolen.

Parallel mit dem Wachstum des Embryosackes vergrößern sich die Antipoden und der primäre Endospermkern allmählich (Fig. 32), sodaß die ersteren schließlich gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns eine Form haben, die als sehr langgestreckt blasenförmig bezeichnet werden kann, da ihre Länge 50 μ gegenüber einem Durchmesser von 20 μ ist (Fig. 33). Die Zellen haften nur mit ihrer Basis an der Embryosackwandung. Die Vacuolen des Plasmas befinden sich bald am oberen, bald am unteren Ende, nehmen aber nicht viel an Größe zu. In wenigen Fällen habe ich Antipoden beobachtet, deren Plasma eine einzige, große, am oberen Ende wie bei den später zu besprechenden Papaveraceen gelegene Vacuole enthielt. Das Plasma färbt sich immer intensiver, je älter die Antipoden werden. Ähnlich verhalten sich die Kerne, welche etwa 15 μ im Durchmesser messen; ihre Chromatinkörner werden während der Entwicklung größer und größer.

Die nächste Entwicklungsstufe der Antipoden zeichnet sich durch eine breite und unregelmäßige Blasenform der Zellen aus, deren Plasma jetzt ein mehr fibröses Aussehen angenommen hat (Fig. 34). Die Zellen enthalten oft stärkeähnliche Körner in großer Menge (Fig. 34). Die Kerne der Antipoden bekommen allmählich eine unregelmäßige Form.

Unter den Antipoden sehen wir selten länglich gestreckte Zellen; für gewöhnlich besitzen sie eine isodiametrische oder unregelmäßige Gestalt, die eine Bezeichnung als „Zuleitungsbahn“ für das aus ihnen aufgebaute Gewebe eigentlich nicht gestattet. Meiner Meinung nach braucht man aber die Ausdrücke leitendes und nicht

leitendes Gewebe in diesen und ähnlichen Fällen nicht so scharf auseinander zu halten, wie Westermaier (97) will. Diese Zellen dienen bei *Isopyrum* ohne Zweifel wie bei anderen Pflanzen der Leitung für die in den Embryosack eintretenden Nährstoffe — diese gehen wohl wahrscheinlich den kürzesten Weg —, obwohl sie nicht direkt als solche von rein morphologischem Gesichtspunkte aus bezeichnet werden können. Das Gewebe besteht hier aus Zellen, die sich mit Hämatoxylin blau färben. Erst in der späteren Entwicklungsperiode des Embryosackes, wenn die Antipoden schon von einer größeren Anzahl freier Endospermkerne eingeschlossen und teilweise zusammengedrückt worden sind, bildet sich eine Art Säule aus lichtbrechenden Zellen zwischen den Antipoden und der Chalazagegend, wahrscheinlich als Schutz gegen Sprengung des unter der Chalaza gelegenen Gewebes, durch den sich immer mehr erweiternden Embryosack. Diese lichtbrechenden Zellen sind widerstandsfähiger als die mit Cellulosemembranen versehenen. Sie färben sich nicht mit Hämatoxylin.

Bei der Degeneration der Antipoden, die bald vor, bald erst nach der Ausbildung eines einschichtigen Endosperms anfängt, strecken sich die Kerne, sie nehmen eine unregelmäßige Form an (Fig. 35), und die Chromatinsubstanz verteilt sich in größere oder kleinere Körner unregelmäßig innerhalb des Kerns. Die Nucleolen schwellen zuerst an, teilen sich, bekommen Vacuolen und werden endlich aufgelöst.

In den Samen trifft man nur kleinere, auf der aus lichtbrechenden Zellen bestehenden, hier sehr zusammengedrückten Säule liegende Fetzen als Reste der Antipoden.

Bei *Isopyrum* habe ich des weiteren beobachtet, daß der Eikern nicht basal in der Eizelle gelegen ist, sondern daß die Vacuole unterhalb des Kerns zu sehen ist.

Actaea.

Untersuchte Arten:

Actaea spicata L.
Actaea cimicifuga L.

In der Literatur habe ich keine diese Gattung behandelnde Arbeit angetroffen.

Die *Actaea*-Arten besitzen in ihren jüngeren Entwicklungsstadien der Samenknospe einen ziemlich langgestreckten Embryosack, dessen unterer Teil von der Antipodengruppe eingenommen wird.

Wenn wir mit der Entwicklungsgeschichte der Antipoden auf dem Stadium anfangen, wo der primäre Endospermkern noch recht jung ist, finden wir drei oder vier von der Basis des Embryosackes umklammerte Antipoden vor. Es verhalten sich die Antipoden bei den von mir untersuchten *Actaea*-Arten bezüglich ihrer gegenseitigen Lagerung im Embryosack ganz verschieden, wie ja auch aus den Fig. 36—42 hervorgeht. Nur das ist für die beiden Arten der Gattung gemeinsam, daß die betreffenden Zellen und ihre Kerne während der Wachstumsperiode der Samenknospe immer mehr an Größe zunehmen. Ihre Maximalgröße erreichen sie wie

bei allen von mir untersuchten Pflanzen immer gleichzeitig mit dem Anfangsstadium der Degeneration. Niemals habe ich irgend welche Volumenabnahme der Antipoden oder ihrer Kerne während der Entwicklung des Embryosackes beobachten können.

Die Antipoden von *A. spicata* liegen meistens in derselben Ebene (Fig. 36 und 37) um eine gemeinsame Achse herum angeordnet. Nur in wenigen Fällen hatte ich Gelegenheit, eine andere Lage derselben zu konstatieren. Die Zellen zeigen dann eine gewisse Ähnlichkeit mit der zweiten Art, *A. Cimicifuga*, indem sie mehr oder weniger übereinander gelegen sind (Fig. 38). Auch trifft man Embryosäcke von *A. spicata* an, wo die eine Antipode basal, die anderen zwei — ich habe nämlich bei *A. spicata* niemals mehr als drei Antipoden gefunden — oberhalb dieser liegen.

Anders mit den sowohl in Drei- als Vierzahl vorhandenen Antipoden bei *A. Cimicifuga*. Hier liegen die Zellen immer in verschiedenem Plan, wie in den Ausnahmefällen bei *A. spicata*, die eine mehr oder weniger über die andere gelagert (Fig. 40—42). Haben wir es mit drei Antipoden zu tun, liegen sie entweder in einer Reihe, wie ich die Verhältnisse für *Helleborus foetidus* beschrieben habe, oder es liegt die eine Antipode basal, während die beiden anderen nebeneinander, aber über die basale gelagert sind. Die Vierzahl der Zellen habe ich mehr als Ausnahmefälle beobachtet. Sie lagern dann alle in einer Reihe. Bezüglich der gegenseitigen Lagerung der Antipoden ist also bei den beiden *Actaea*-Arten dasselbe Verhältnis zu konstatieren wie bei den *Helleborus*-Arten. Die Entwicklungsfähigkeit der Zellen, die Ausdauer derselben ist aber eine ganz andere.

Die jungen Antipoden sind von unbedeutender Größe (Fig. 36) mit gegen den Embryosack zu gerader oder oft konkaver Plasmahaut. Das Plasma des Zelllumens entbehrt zwar größerer Vacuolen, ist aber nicht besonders reichlich vorhanden. Die Größe der kugeligen oder ovalen Kerne variiert von 10—12 μ. Feinkörniges Chromatin, dessen Einzelkörner aber recht deutlich voneinander getrennt erscheinen, bildet die Hauptmasse der Kerne, welche immer einnucleolig sind. Die Antipoden nehmen, wie gesagt, mit steigendem Alter immer mehr an Größe zu. Die in derselben Höhe liegenden Zellen von *A. spicata* entwickeln sich dabei zu großen, hier und da mit einem kurzen Stiel versehenen Blasen (Fig. 37 und 39), deren Kerne eine immer grobkörnigere Chromatinsubstanz bekommen. In Fig. 38 fällt uns sofort die blasenförmige Entwicklung der oberhalb der basalen Antipoden gelegenen Zellen auf. Die untere Antipode bleibt mehr in ihrem Wachstum zurück. Ihr Kern ist auch bedeutend kleiner als die der oberen Zellen. Die Maße sind für die oberen Kerne etwa 20 μ Durchmesser, die basalen dagegen 15 μ. Noch größer sind die Kerne der kurz vorher erwähnten, gleich hoch gelegenen, blasenförmigen Antipoden (Fig. 39). Sie haben einen Durchmesser von 25—30 μ, während ihre Zellen 60—70 μ hoch und am breitesten Teile der Blase 40—50 μ sind. Das Chromatingerüst besteht in den ältesten Stadien aus größeren Körnern und Fetzen, die einen kugeligen oder unregelmäßigen

Nucleolus umgeben. Die Größe und der Chromatingehalt der Kerne nimmt immer zu, der Gehalt der Antipoden an Plasma wird aber scheinbar kleiner. Es zeigt auch das Plasma der älteren Zellen viele Vacuolen; es besitzt ein schaumiges Aussehen, das gegen die Basis zu, also im stielförmigen Teile, mehr fibrös erscheint.

Betrachten wir jetzt den Entwicklungsgang der Antipoden bei *Actaea Cimicifuga!* Die im unteren röhrenförmigen Teile des Embryosackes liegenden Zellen sind langgestreckt, die in den Embryosack frei hineinragenden dagegen aufgetrieben blasig. Im allgemeinen nimmt die Größe der Antipoden gegen das Embryosackinnere zu. So auch das Volumen der Kerne. Der Gehalt der Zellen an Plasma verhält sich gerade umgekehrt. Auf die Beziehung zwischen einerseits Größe der Zellen und ihrer Kerne und andererseits Gehalt dieser Zellen an Cytoplasma gestatte ich mir später zurückzukommen. Ich begnüge mich hier damit, die Größenzahlen der Antipoden und ihrer Kerne, wodurch diese interessanten Verhältnisse gut illustriert werden, anzugeben. In Fig. 40 sind drei Antipoden von *A. Cimicifuga* gezeichnet. Die Länge dieser Zellen verhält sich wie 25 : 30 : 40 μ und die Breite wie 15 : 15 : 30 μ. Die Kerne derselben Zellen, auch von unten gerechnet, messen 8 × 12 μ, 12 × 15 μ und 20 × 25 μ. Sehen wir uns jetzt Fig. 42 an, finden wir auch hier dieselbe Beziehung zwischen Größe der Zellen und Größe der Kerne. Die Zahlen brauche ich nicht anzugeben. Die Zeichnungen sprechen eine genügend deutliche Sprache. Fig. 40—42 zeigen auch den nach oben zu abnehmenden Gehalt der Antipoden an Plasma. Die Querwände der im unteren Teile des Embryosackes gelagerten Antipoden sind im allgemeinen konvex, gegen das Innere des Embryosackes zu vorgewölbt. Die Zellen haben aber keinen genügenden Platz, um sich weiter zu vergrößern und wie die oberen Blasenform anzunehmen. Ihr Wachstum ist ein begrenztes.

Bezüglich der Anordnung des Chromatins innerhalb des Kerns ist es sehr interessant zu beobachten, wie diese während des Wachstums der Kerne allmählich eine andere wird. Die kleinen jungen Kerne von *A. spicata* (Fig. 36) besitzen ein feinkörniges Chromatin. Fig. 37 zeigt Antipodenkerne, deren Chromatinsubstanz ein förmliches Netz bildet. Vergleichen wir jetzt diese Figuren mit den Fig. 38 und 39, so sehen wir, daß das an Menge bedeutend zugenommene Chromatin große Körner und Klumpen bildet, die mehr oder weniger frei voneinander liegen. Alle diese Erscheinungen können wir in vielen Fällen in ein und demselben Embryosak von *A. Cimicifuga* beobachten. Man findet hier in einem Embryosack, so zu sagen, die ganze Entwicklung der Antipodenkerne von *A. spicata* rekapituliert (Fig. 40 und 42).

Einmal fand ich die unterste von drei Antipoden bei *A. Cimicifuga* zweikernig (Fig. 43). Diese Zelle entspricht also den beiden untersten Zellen einer vierzähligen Antipodengruppe.

Das die Antipoden teilweise umgebende und ferner an die Basis des Embryosackes anschließende Gewebe besteht aus lichtbrechenden, teils langgestreckten, teils kubischen oder unregelmäßigen Zellen. Hier und da trifft man eine förmliche Leitungsbahn

aus langgestreckten Zellen an, die von den Antipoden bis zur Chalaza zieht. Nur selten beobachtet man ein kleines von diesen Zellen gebildetes Postament.

Wie Fig. 36 veranschaulicht, treten die „Kappen" der Synergiden bei dieser Gattung durch Hämatoxylinfärbung sehr deutlich zum Vorschein. Sie werden wegen ihres mikrochemischen Verhaltens später besprochen.

Die Degeneration der Antipoden geht bei dieser Gattung ungefähr wie bei den früher erwähnten vor sich. Die Wände der Zellen werden gefaltet. Die Kerne der frei in den Embryosack vorragenden Zellen zeigen in dem Verhalten ihrer Nucleolen und der Chromatinsubstanz die ersten Degenerationserscheinungen. Die Kernkörperchen werden unregelmäßig, sehr vacuolig und das Chromatin bildet fetzenartige, unregelmäßig im Kern verteilte Klumpen (Fig. 44).

In reifen Samen beobachtet man hier und da kleinere, sich kräftig rot und blau färbende Reste der Antipoden, welche auf der ganz zerdrückten, lichtbrechenden Zellengruppe ruhen.

Aquilegia.

Untersuchte Arten:

Aquilegia vulgaris L.
Aquilegia Einseleana F. Schultz.
Aquilegia Chrysantha Hook.
Aquilegia Haenkeana.

Die Samenknospen von *Aquilegia* sind früher von Mottier (62) und Westermaier (97) untersucht worden. Aus der Arbeit von Mottier erfahren wir, daß die Antipoden von *Aquilegia Canadensis* mit „festen Membranen" versehene, sich enorm vergrößernde, protoplasmareiche Zellen sind. Nach der Meinung Mottiers teilen sich die Kerne der Antipoden durch Fragmentation („multiply by fragmentation"). Westermaier äußert sich nicht über die Antipoden selbst, sondern konstatiert durch chemische Reaktionen die Anwesenheit einer Kutikula um den Nucellus herum und die Verteilung der Stärke innerhalb der Samenknospe von *Aquilegia vulgaris.*

Zu den Angaben Mottiers ist nicht vieles zuzufügen. Die Entwicklung der Antipoden stimmt auch ziemlich mit derjenigen von Trollius überein. Innerhalb der von mir studierten *Aquilegia*-Arten habe ich keinen Unterschied im Bau der Antipoden gefunden.

In relativ jungen Embryosäcken sind die Antipoden noch einkernig, obschon die Polkerne durch Verschmelzung den primären Endospermkern gebildet haben. Man trifft aber auch Embryosäcke an, die vor der Verschmelzung der Polkerne schon zweikernige Antipoden besitzen.

Ich will hier gleich erwähnen, daß es mir nicht gelungen ist, die Teilung der Antipodenkerne weder bei der einen noch bei der anderen Art zu beobachten.

Vor oder gleich nach der Bildung des primären Endospermkerns besitzen die Antipoden eine lange, keulenähnliche Form

(Fig. 45); im Vergleich mit den anderen Arten erreichen die Antipoden bei *A. Einseleana* die größte Länge. Wie gesagt trifft man bald einkernige, bald zweikernige Zellen an. Die Kerne haben einen Durchmesser von höchstens 6—8 μ, sind ein- bis zweinucleolig (Fig. 45) und besitzen ein Chromatingerüst, das aus sehr kleinen, hauptsächlich an der Peripherie der Kerne gelagerten Körnern besteht. Die Größe der Antipoden auf diesem Stadium ist 25—28 × 7—8 μ.

Haben wir es mit einer älteren Entwicklungsstufe der Antipoden zu tun, so z. B. eine kurze Zeit vor der Teilung des primären Endospermkerns, finden wir die Zellen immer zweikernig und von gestreckt blasiger Form (Fig. 46). Die beiden, 5—8 μ langen Kerne liegen einander dicht an, meistens so, daß sie sich mit den Längsseiten berühren. Ihr feinkörniges Chromatin befindet sich ausschließlich an der Peripherie. Die in Einzahl vorhandenen Nucleolen sind deshalb von sehr großen, hellen Höfen umgeben. Das Plasma der Antipoden enthält nur einzelne, größere Vacuolen. Erst mit der Teilung des primären Endospermkerns tritt eine bemerkbare Veränderung sowohl in der Form und der Größe wie in dem inneren Bau der Antipoden ein. Die jetzt kolossal angewachsenen, 80 μ langen und 60 μ breiten Antipoden ruhen auf einem recht hohen Postament, das aus sich blau färbenden, zum größten Teil zusammengefallenen Zellen aufgebaut ist (Fig. 47). Das Plasma der blasenförmigen Antipoden hat eine besonders am oberen Ende sehr vacuolige Struktur. Die Kerne der Antipoden, welche während der ganzen Entwicklung der Zellen nahe beieinander liegen, verschmelzen jetzt oder sind schon miteinander verschmolzen (Fig. 47). Die Nucleolen der Kerne verschmelzen zuletzt. Die alten Antipoden von *Aquilegia* sind also meistens einkernig.

Bis zur Zeit der Degeneration vergrößern sich die Kerne stark und nehmen verschiedene Formen an (Fig. 48 und 49). Die ältesten Kerne einer schon im Absterben begriffenen Antipode besitzen einen Durchmesser von 35—42 μ. Ihr Chromatin ist unregelmäßig in Form von Fetzen und Körnern im Kern verteilt; der Nucleolus zeigt sich als ein großer, angeschwollener, unregelmäßiger Körper, welcher durch den Reichtum an Vacuolen ein schwammiges Aussehen hat.

In den Samen sind die Antipoden nur als formlose Massen vorhanden. Das Postament, welches keine Widerstandsfähigkeit besitzt, ist verschwunden.

Recht oft trifft man in den lebenskräftigen Antipoden von *Aquilegia* große Körner von stärkeähnlicher Natur. Bei *A. Haenkeana* habe ich sogar in jungen Antipoden solche Körner beobachtet, die dieselbe Größe besaßen wie die Kerne derselben Antipoden.

Delphinium.

Untersuchte Arten:

Delphinium nudicaule Torr. et Gray.
Delphinium elatum L.
Delphinium cashmerianum Royle.

Delphinium Consolida L.
Delphinium formosum.
Delphinium grandiflorum L.

In seiner Arbeit über Befruchtung und Zellteilung (80) hat Strasburger die Antipoden von *Delphinium villosum* beschrieben und gezeichnet. Er schreibt S. 38: „Die Gegenfüßlerinnen wachsen hier zu ungewöhnlicher Größe an und umgeben sich gleichzeitig mit festen Cellulosewänden.“ A. Fischer (21) studierte dieselbe Delphiniumart wie Strasburger und kommt zu denselben Resultaten wie dieser. Ausnahmsweise hat Fischer die Antipoden in Zweizahl gefunden. Westermaier (97, S. 12) beobachtete bei *D. elatum* „die Antipoden im Endospermgewebe wie eingemauert“. In seiner Arbeit über die Embryologie der Ranunculaceen äußert sich Mottier (62) über die Antipoden von *D. tricorne* ungefähr wie folgt: „Die Antipoden erreichen eine außerordentliche Größe, verglichen mit den Zellen des Eiapparates ... Sie persistieren eine Zeit nach der Befruchtung; schließlich werden sie aber vollständig resorbiert. Zur Zeit der Befruchtung erscheinen sie auf einem Postament der Chalaza.“ Mottier hat die Größe der Zellen nicht so enorm gefunden, wie Strasburger sie für *D. villosum* beschreibt. Endlich hat Dunn (18) bei der Behandlung der Embryologie von *D. exaltatum* auch den Antipoden einige Zeilen gewidmet. Ich zitiere hier das, was sie S. 284 schreibt: „The antipodals, so far as known, do not dissappear, but persist in ever the oldest seeds without any traces of degeneration.“

Wenn auch die Resultate meiner Untersuchungen mit den der oben zitierten Autoren der Hauptsache nach stimmen, habe ich doch einige von diesen abweichende Befunde erhalten, auf die ich im folgenden aufmerksam machen will. Wie bei *Aquilegia* findet man auch innerhalb dieser Gattung zwischen den einzelnen Arten keine bemerkenswerten Unterschiede in der Morphologie der Antipoden.

Vor der Befruchtung, auf einem Stadium, wo die Polkerne noch nicht verschmolzen sind, erscheinen die Antipoden als blasenförmige, langgestreckte Zellen, die in demselben Plan liegen (Fig. 50). Ihre Länge beträgt 35 μ, bei einer Breite von 12 μ. Sie sind immer einkernig. Die 8 μ großen Kerne liegen meistens in der oberen, blasigen Hälfte der Zellen, sind reich an feinkörnigem Chromatin und haben eine kugelige oder ovale Form. Das Plasma der Antipoden ist auf diesem Stadium nur mit kleineren Vacuolen versehen. Je älter die Zellen werden, desto vacuoliger zeigt sich das Plasma derselben. Fig. 51 zeigt uns zwei Antipoden aus einem älteren Embryosack, in welchem der primäre Endospermkern schon gebildet ist. Die Zellen haben jetzt eine birnförmige Gestalt, die Kerne sind gewachsen und das Plasma sehr vacuolig. Das Chromatin der Kerne bildet immer größere Körner, die aber gewöhnlich peripherische Lage besitzen. Die Kerne haben immer bloß einen Nucleolus, der schon kleinere Vacuolen zeigt.

Die Basis des Embryosackes und das Gewebe zwischen Antipoden und Chalaza wird von Zellen gebildet, deren Membranen lichtbrechend und sowohl in ungefärbten wie in mit Hämatoxylin

gefärbten Präparaten gelblich erscheinen. Bei Delphinium begegnen wir diesen Zellen schon in Samenknospen, deren Embryosäcke erst das vierkernige Stadium erreicht haben. Sie sind meistens langgestreckte und in Reihen angeordnete Elemente und bilden eine direkt auf die Antipoden hinsteuernde Leitungsbahn (Fig. 51). Die in die Basis des Embryosackes eingesenkten Teile der Antipoden sind auch von ähnlichen Zellen umschlossen. Sehen wir uns diese bei starker Vergrößerung an, finden wir ihre Membranen oft in eigentümlichster Weise ungleichmäßig verdickt. Nur gewisse Strecken der Membran einer Zelle sind verdickt, andere Stellen unverdickt oder wenigstens bedeutend dünner. Ich bemerke jedoch, daß die Verdickungen bei Delphinium nicht so beträchtlich sind, wie bei Aconitum, Anemone und anderen Gattungen. Die Übergänge zwischen verdickten und unverdickten Stellen sind allmählich, so daß die Membranen einer solchen Zelle auf dem Schnitt oft ein keilförmiges Aussehen bekommen. Die Membranen besitzen auch Tüpfel.

Bei der Vergrößerung des Embryosackes bleibt dieses Gewebe, da es widerstandsfähig genug gegen die auflösende Tätigkeit des Embryosackplasmas ist, bestehen. Es bildet allmählich ein die Antipoden tragendes Postament (Fig. I), welches im medianen Längsschnitt eine Höhe von etwa 50 μ besitzt. Die Antipoden sind mit ihrer Basis, dem stielförmigen Teil, in dieses Postament eingesenkt. Fig. 52 veranschaulicht die Antipoden auf dem Postament vor der Teilung des primären Endospermkerns, Fig. 53 nach der Bildung einiger Endospermkerne, die frei im Wandbeleg des Embryosackes liegen. Die Volumenzunahme der Zellen und ihrer Kerne ist eine beträchtliche. Die Kerne besitzen hier ein Volumen, das 200—250 mal dasjenige übertrifft, was sie vor der Verschmelzung der Polkerne zeigten. Ihre Länge (Fig. 53 z. B.) beträgt 50 μ und die Breite 25 μ. Das Chromatin der alten sich der Degeneration allmählich nähernden Antipodenkerne ist bald als große Körner und Fetzen vorhanden, bald bildet es ein unregelmäßiges, sich stark tingierendes Netz, innerhalb welchem der große, angeschwollene, vacuolenreiche Nucleolus liegt. Mit der Vergrößerung der Antipoden und ihrer Kerne geht die Zunahme der Zahl und Größe der Plasmavacuolen parallel. Fig. 53 zeigt eine Antipode, wo das halbe Zelllumen von einer einzigen Vacuole eingenommen wird.

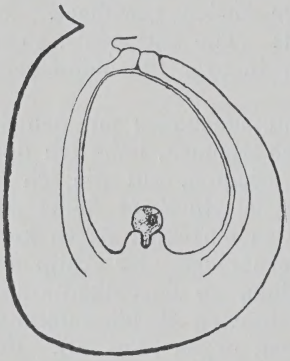


Fig. I. *Delphinium formosum.* Nach der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 70/1.

Bald früher, bald später lassen die Antipoden bei den Delphiniumarten Zeichen der Degeneration erkennen. Bei *Delphinium formosum* trifft man oft Antipoden, deren Kerne schon vor der Teilung des primären Endospermkerns in Zerfall begriffen sind (Fig. 54). Meistens bleiben die Zellen aber bis zur Ausbildung eines mehrschichtigen

Endosperms erhalten. Sobald der Druck aber, der vom Endosperm ausgeübt wird, sich noch mehr steigert, fallen sie zusammen und werden in den Samen als mehr oder weniger formlose, auf dem zusammengedrückten Postament liegende Massen angetroffen. Die Beobachtung Dunns, nach der die Antipoden auch in den ältesten Samen ohne Zeichen zur Degeneration anzutreffen seien, kann ich also für die von mir untersuchten Arten nicht bestätigen.

Wie ich oben sagte, kommen bei den verschiedenen *Delphinium*-Arten keine größeren Unterschiede im Bau der Antipoden vor. Nur bei *D. grandiflorum* und *D. Cashmerianum* habe ich eine etwas seitliche Lage der Antipoden beobachtet, die in derselben Weise zu stande kommt wie bei den Ranunkeln, also durch ungleichmäßiges Wachstum der Samenknospe. Bei *D. grandiflorum* zerfällt oft der Nucleolus bei der Degeneration in viele kleinere Stücke, eine Beobachtung, die ich bei den anderen *Delphinium*-Arten nicht machte.

Aconitum.

Untersuchte Arten:

Aconitum Lycoctonum L.
Aconitum Napellus L.
Aconitum Stoerkeanum Rehb.

Die Gattung *Aconitum* ist von Westermaier (97) und speziell von Osterwalder (66) bezüglich der Antipoden in so eingehender Weise behandelt worden, daß ich hier nur weniges hinzufügen brauche. Der Vollständigkeit wegen habe ich auch einige Zeichnungen dieser Antipoden beigefügt, um ihren kolossalen Größenzuwachs zu illustrieren.

Westermaier (97) beschreibt die betreffenden Zellen für *A. Lycoctonum* und *A. Napellus* (S. 9). Seine Untersuchung läßt aber, besonders was die Cytologie angeht, vieles zu wünschen übrig. Auch bei *Aconitum* (S. 11), wie früher bei *Trollius*, stellt Westermaier „geteilte Kerne" in den Antipoden fest. Der Verfasser will gern die Antipoden als Zellen ansehen, die „sich schließlich als physiologisch gleichwertige Elemente dem Endosperm einverleiben". In Kapitel V seiner Arbeit über die Embryologie von *Aconitum Napellus* bespricht Osterwalder (66) ziemlich vollständig die Entwicklung der Antipoden. Hier, wie in allen nach der Westermaierschen Arbeit vom Jahr 1890 erschienenen Untersuchungen tritt die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden bei der Besprechung in den Vordergrund.

Kurz nach der Bildung des primären Endospermkerns finden wir die Antipoden als keulenförmige Gebilde, deren oberer blasiger Teil frei in den Embryosack hineinragt (Fig. 55). Das Plasma hat eine feinkörnige Struktur und besitzt nur kleinere Vacuolen. Die Kerne sind meistens oval, mit feinkörnigem Chromatin und mit je einem einzigen Nucleolus; die Größe der Kerne beträgt etwa 8—15 μ.

Vor der Teilung des sich bedeutend vergrößernden primären Endospermkerns nehmen die Antipodenzellen eine große, blasige Form an. Ein Postament, gebildet von den an der Basis des Embryosackes liegenden, lichtbrechenden Zellen, kommt allmählich als eine in den Embryosack hineinragende Vorwölbung zum Vorschein. Eine

besondere, reihenweise Anordnung dieser Zellen unter den Antipoden konnte ich niemals beobachten. Die Zellen sind auch nie gestreckt, sondern isodiametrisch oder mehr oder weniger unregelmäßig. Die großen, 130 μ langen Antipoden (Fig. 56) behalten immer ihre basale Lage im Embryosack und lassen an sich einen langen, stielförmigen und einen blasenförmigen Teil erkennen. Die Stiele sind zum größten Teil in das Postament eingesenkt. Im blasigen Kopf der Antipoden liegt der immer in Einzahl vorhandene Kern. Er hat auf diesem Stadium etwa 30 μ im Durchmesser, wächst aber vor der Degeneration so stark, daß sein Volumen dann wenigstens das doppelte beträgt. Die Chromatinsubstanz bildet allmählich größere Körner und Klumpen; die Nucleolen nehmen unregelmäßige Gestalt an, werden vacuolig und sind schließlich nicht immer in ihren Umrissen deutlich zu erkennen. Wenn der Embryosack seine Maximalgröße erreicht hat, sehen wir das Postament in seiner vollen Entwicklung hervortreten. Die Auflösung des Nucellusgewebes seitlich von den Antipoden geht vorläufig nicht weiter. Es bilden sich mehrere Schichten von Endosperm, von denen die Antipoden und das Postament eingeschlossen werden. Die endgültige Degeneration der Antipoden fängt jetzt an. Die Kerne zerfallen in große Chromatinballen und Fetzen, die sich mit Hämatoxylin kräftig blau färben, die Nucleolen werden aufgelöst und das Plasma bildet gleichzeitig mit der vollständigen Zusammenknickung der Zellen fetzenartige Ansammlungen.

In den reifen Samen finden sich nur Reste der Antipoden und des Postamentes; sie liegen zwischen den Endospermzellen, ganz zusammengequetscht und formlos.

Wie ich unter *Delphinium* erwähnte, sind die postamentbildenden Zellen bei *Aconitum* besonders dadurch ausgezeichnet, daß ihre Membranverdickungen recht beträchtlich werden. Die Tüpfel kommen bei *Aconitum* häufiger vor als bei *Delphinium*; sie sind auch bedeutend weiter. Auf die feinere Beschaffenheit dieses Gewebes komme ich später zu sprechen.

Ich hatte oft Gelegenheit im Nucleolus des primären Endospermkerns kristallähnliche Gebilde wie bei *Helleborus* u. a. zu beobachten.

§ *Anemoneae.*

Anemone.

Untersuchte Arten:

Anemone pennsylvanica L.
Anemone nemorosa L.
Anemone ranunculoides L.
Anemone narcissiflora L.
Anemone Hepatica L.
Anemone alpina L.
Anemone alpina sulphurea.
Anemone Pulsatilla L.

Die *Anemone*-Arten sind diejenigen Ranunculaceen, bei welchen die Antipoden am häufigsten das Interesse der Forscher

erweckten. Sie nehmen auch, besonders wegen des Verhaltens ihrer Kerne, eine sehr interessante Stellung ein.

Guignard (26) bespricht in seiner Abhandlung über die Entwicklung des Embryosackes und die Rolle der Antipoden hauptsächlich den Reichtum der Antipodenkerne an Nucleolen und die Entstehung der ersteren bei *Hepatica triloba*. Später (27) äußert sich derselbe Autor über die nämliche Erscheinung und über den Beginn der Fragmentation, welche aber zu keiner vollständigen Teilung der Kerne führt, sondern an denselben nur tiefere Einschnürungen bewirkt. Das Plasma der Antipoden ist unfähig, sagt Guignard, die Teilung der Kerne hervorzurufen. Nach Mottier (62), welcher *Hepatica acutiloba* untersucht hat, nehmen die Antipoden mit dem Wachstum des Embryosackes „greatly" an Größe zu. Zur Zeit der Befruchtung enthält jede Zelle 10—12 Kerne „due to fragmentation". Sobald der Embryo das etwa vierkernige Stadium erreicht hat, fangen die Antipoden, nach Mottier, an zu degenerieren, wobei die Kerne zu einer formlosen Masse verschmelzen. Erst bei Coulter (15) finden wir mitotische Kernteilungen in den Antipoden von *Hepatica acutiloba* beschrieben. Die Karyokinese ist aber, meint der Verfasser, „more or less irreguliar" (S. 80). Bei *Anemone nemorosa* fand Guignard (28) die Zahl der Antipodenkerne gleich vier.

Als Ausgangstadium bei der Darstellung der Entwicklung für die Antipoden der *Anemone*-Arten wählen wir einen jungen Embryosack, welcher noch einkernige Antipoden besitzt und in dem die Polkerne eben verschmolzen sind. Die Antipoden sind hier klein; sie erscheinen als drei kleine Höcker an der trichterförmigen Basis des Embryosackes. Bald teilen sich die Kerne und zwar durch echte Karyokinese, so daß wir sehr frühzeitig zweikernige Antipodenzellen vorfinden (Fig. 57). Selten trifft man jetzt unter den zwei Kernen einer Antipode einen an mit nur einem Nucleolus, wie dies immer der Fall in einkernigen Antipoden ist. Die Kerne zeigen sich von jetzt ab fast immer zwei- oder mehrnucleolig (Fig. 58) und besitzen eine Größe von 10—18 μ. Sie halten sich immer in der nächsten Nähe voneinander auf, meistens dicht aneinander geschmiegt, so daß die eine Seite des Kerns ganz flach ist. Das Chromatin ist in Form feinster Körner vorhanden. Nur selten habe ich Kerne beobachtet, die auf diesem Stadium grobkörnige Chromatinsubstanz besaßen. Je mehr das Volumen der Antipoden zunimmt — sie erscheinen bald als gestreckte Blasen — desto vacuoliger wird das Plasma der Zellen. Bei *A. Pulsatilla*, deren Antipoden sich nicht mit derselben Schnelligkeit wie die der anderen *Anemone*-Arten entwickeln, habe ich oft sehen können, daß einzelne Antipoden auf dem Einkernstadium bis gleich vor oder nach der Teilung des primären Endospermkerns verharren, um dann wie die Arten mit zweikernigen Zellen, die Kerne sich teilen oder zerfallen zu lassen. Die in Einzahl vorhandenen Kerne von *A. Pulsatilla* vergrößern sich wie die der anderen Arten, die Zahl der Nucleolen nimmt immer zu und der Gehalt an Chromatin wird größer (Fig. 59). Immerhin entwickeln sich jetzt die Antipoden zu großen, langen,

blasen- oder birnförmigen Zellen, deren oberer Teil mehr und mehr in den freien Raum des Embryosackes hineinragt (Fig. 60).

In dem primären Endospermkern, der im allgemeinen mit dem Wachstum der Antipoden gleichen Schritt hält — bei *A. Hepatica* scheint sein Durchmesser für gewöhnlich ein geringerer zu sein als bei den anderen von mir untersuchten Arten — beobachtet man oft kristallähnliche Gebilde in der zentralen Vacuole des großen Nucleolus.

Gleichzeitig mit oder nach der Teilung des primären Endospermkerns zeigt sich der Beginn der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes seitlich von den Antipoden. Ein Postament, in dessen schalen- oder trichterförmigen Vertiefung die Stiele der Antipoden eingesenkt sind, tritt immer mehr hervor. Es wird das Postament hier aus ähnlichen Zellen gebildet wie bei *Aconitum*. Eine Zuleitungsbahn zwischen den Antipoden und der Leitbündelendigung des Funiculus wird niemals bei Anemone ausgebildet. Die Zellen dieser Gegend zeichnen sich immer durch ihre unregelmäßige Form aus; das Gewebe stimmt vollständig mit dem von Aconitum überein.

Betrachten wir jetzt einen älteren Embryosack, der etwa 10—15 freie Endospermkerne enthält! Die großen, blasenförmigen, 120 μ langen Antipoden ruhen hier auf einem 50 μ hohen Postament (siehe Fig. VII S. 151!), besitzen straff gespannte Membranen, aber ein sehr vacuoliges Plasma von schaumigem Aussehen. Gleich nach der Teilung des primären Endospermkerns oder erst nach der Entstehung einer größeren Anzahl Endospermkerne steigt die Zahl der Antipodenkerne auf eine recht hohe. Ich zählte von solchen Kleinkernen oder Kernfragmenten bis 12 in einer Zelle. Die Entstehung dieser Kleinkerne geschieht teils durch Fragmentation, teils durch unreine Karyokinese, also eine Art Mitose, bei welcher sich aber die Teilungsvorgänge nicht so klar und deutlich abspielen wie bei der typischen Karyokinese (Fig. 61). Die Nucleolen scheinen bei diesen Teilungen nicht vollständig aufgelöst zu werden, wie aus der Fig. 61 hervorgeht. Ich fasse diese Teilungen als Degenerationserscheinungen auf. In den meisten Fällen zerfallen die Kerne durch Fragmentation (Fig. 62). Wenn hier dazu eine Art Karyokinese vorkommt, die als ein Zwischenglied zwischen Mitose und Amitose betrachtet werden kann, so zeugt das davon, daß die Kerne noch lebenskräftig sind, aber nicht kräftig genug, um sich wie in den Jugendstadien durch echte Mitose zu teilen. „Die Kernteilung erfolgt in lebenskräftigen Zellen," sagt Strasburger (83, S. 852); „die Fragmentation ist hingegen ein eigenmächtig am Zellkern sich abspielender Vorgang, der erst eintritt, wenn der Einfluß des umgebenden Protoplasma auf den Zellkern sinkt . . .; die Fragmentation führt in vielen Fällen nachweislich zu einer baldigen Desorganisation des Zellkerns". Im letzten Teile meiner Arbeit werde ich auf diese Kernteilungen zurückkommen.

Sobald eine größere Anzahl ein- bis mehrnucleoliger und verschieden gestalteter Kernfragmente entstanden sind, geht die Degeneration der Antipoden ziemlich rasch vorwärts. Die Kernstücke

verschmelzen allmählich und bilden schließlich einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen, der in den letzten Stadien keine oder wenige Nucleolen erkennen läßt, sich aber kräftig färbt. In Embryosäcken mit zwei- bis dreischichtigem Endosperm sind die Antipoden noch nicht zusammengefallen. Die Blasen sind wie in den jüngeren Stadien aufgetrieben, zeigen sich demnach sehr widerstandsfähig.

In den reifen Samen trifft man niemals unversehrte Antipoden, sie sind gewöhnlich vollständig zusammengefallen. Von den Kernen und dem Plasma sind nur Fetzen und sich kräftig färbende Klumpen übrig und die Umrisse der Antipoden anstatt blasig, schlauchförmig und sehr unregelmäßig.

Im Endosperm beobachtete ich oft den auffallenden Größenunterschied zwischen den im unteren Teil des Embryosackes gelegenen Kernen und denjenigen in der oberen Hälfte. Diese Beobachtung scheint mir auch von Wichtigkeit bei der Besprechung der ernährungsphysiologischen Rolle der Antipoden zu sein. Also wird sie auch im folgendeu besprochen werden. Ich bringe in der Fig. 63 eine Abbildung von einem in der unteren Hälfte des Embryosackes angetroffenen Riesenendospermkern von *A. Hepatica*, der eine sehr große Zahl Nucleolen besitzt und von sehr unregelmäßiger, lappiger Gestalt ist. Sein größter Durchmesser ist etwa 100 μ.

Clematis.

Untersuchte Arten:

Clematis tubulosa Turez.
Clematis Atragene L.
Clematis viticella L.
Clematis recta All.
Clematis Flammula L.
Clematis orientalis L.
Clematis alpina (L.) Mill.
Clematis integrifolia L.

Für *Cl. vitalba* gibt Vesque (91, S. 264 u. 92, S. 329 u. Tafel 16, Fig. 11 u. 12) eine, soweit meine Beobachtungen reichen, ganz irrtümliche Lagerung der Antipoden an. Er schreibt in der Erklärung der Fig. 11 Tafel 16: „Au fond du sac embryonnaire, il y a trois vraies antipodes, une inférieure et deux supérieures.“ Meine Auseinandersetzungen im folgenden werden diesen Fehler berichtigen. Guignard (26 S. 201), welcher *Clematis* gleichzeitig mit *Hepatica* in der letztzitierten Arbeit untersucht hat, beschreibt die Antipoden von *Clematis* mit denselben Worten, wie ich sie bei der Beschreibung der *Anemone*-Arten erwähnte. Guignard hat auch die Bildung eines Postamentes und die Vermehrung der Nucleolen der Antipodenkerne beobachtet.

Zuerst berichtige ich die eben erwähnten Angaben von Vesque dahin, daß ich sage, die drei Antipoden liegen bei den von mir untersuchten *Clematis*-Arten in ein und demselben Plan; man darf wohl annehmen, daß *Clematis vitalba* dieselben Verhältnisse in der Lagerung der Antipoden aufweist.

In Embryosäcken, deren Polkerne noch polar gelegen sind, treffen wir kleine einkernige Antipoden, die bald eine mehr hervor-

ragende, gestreckt blasige oder kurz schlauchförmige Gestalt annehmen. Gleich nach der Entstehung des primären Endospermkerns teilen sich die Kerne der Antipoden und zwar durch Karyokinese, wie aus Fig. 64 zu sehen ist.

Wie bei *Anemone* kommt auch hier bei *Chematis* vor, daß die Antipoden einkernig bis nach der Teilung des primären Endospermkerns bleiben (Fig. 65). Immerhin wachsen die Kerne der Antipoden entsprechend der Volumenzunahme ihrer Zellen, unter Vermehrung ihres Chromatingehaltes und der Zahl ihrer Nucleolen. Die früher 8 bis 10 μ großen Kerne zeigen jetzt einen Durchmesser von etwa 30 μ. Die Zahl der Nucleolen steigt auf 25—30. Die Chromatinsubstanz ist bei *Clematis* ebenso feinkörnig wie bei Anemone.

Vor oder gleichzeitig mit der Teilung des primären Endospermkerns können wir an den Antipoden zwei recht scharf voneinander abgesetzte Teile unterscheiden, und zwar den langen, stielförmigen Teil und den noch relativ kleinen, blasenähnlichen Kopf. Der Stiel ist in ein jetzt immer mehr hervortretendes Postament eingesenkt. Schon auf diesem verhältnismäßig jungen Stadium teilen sich die Kerne der Antipoden wieder. In den mehrkernigen Antipoden geschieht dies wie bei Anemone auf mitotischem Wege (Fig. 66), in den einkernig gebliebenen dagegen durch Fragmentation. Ein Anfangsstadium der Zerfallteilung ist in Fig. 67 zu sehen. Fig. 69 zeigt bei starker Vergrößerung einen Antipodenkern in Fragmentation. In demselben Embryosack beobachtete ich eine andere Antipode, deren vier Kerne noch deutlich erkennen ließen, daß sie durch karyokinetische Teilung entstanden waren.

Die mehrkernigen Antipoden entwickeln sich nach der Teilung des primären Endospermkerns zu enormer Größe. Sie ruhen auf einem Postament von 80 μ Höhe. Auf dem Stadium, wo sie ihre Maximalgröße erreicht haben, besitzen die Antipoden eine Länge von 140—150 μ. Der jetzt im Verhältnis zu der Blase kurze, stielförmige Teil der Antipoden mißt im Durchmesser 15—20 μ, während die Blase ein Diameter von 70—75 μ hat (Fig. 68). Das Plasma der Antipoden ist sehr vacuolig, schaumig, dasjenige des Stieles von einer Struktur, die fibrös erscheint.

Die Kerne verschmelzen jetzt mit einander und bilden eine unregelmäßige, sich kräftig färbende Masse, in welcher größere und kleinere Nucleolen verteilt sind. Das Chromatin ist in Fetzen und unregelmäßigen Klumpen vorhanden.

Die Degeneration der Antipoden von *Clematis* verläuft in derselben Weise wie bei Anemone.

Aus den Fig. 72 und 73 geht hervor, wie groß der Unterschied in Größe zwischen den im unteren Teil des Embryosackes (Fig. 72) und den in dem oberen Teil (Fig. 73) gelegenen Endospermkernen ist. Auf diese Verhältnisse komme ich im folgenden zurück.

Myosurus.

Untersuchte Art:

Myosurus minimus L.

Die Antipoden von *Myosurus* finden wir zum ersten Mal in der Literatur in Strasburgers Werk „Die Angiospermen und die Gymnospermen“ (81, S. 13) erwähnt. Wir können aber der Arbeit nur die Tatsache entnehmen, daß „drei Gegenfüßlerinnen“ bei dieser Pflanze vorkommen. Derselbe Autor (82) schreibt über die fraglichen Zellen in dem Buche über „Zellbildung und Zellteilung“ S. 100 folgendes: „Die Gegenfüßlerinnen werden von der sich bildenden Endospermschicht eingeschlossen und bleiben innerhalb derselben auch auf späteren Zuständen noch sichtbar.“ Die Antipoden bei *Myosurus* sind auch von Mann (58) untersucht worden. Der Verfasser hat eine verschiedene, gegenseitige Lagerung der Antipoden beobachtet, die von der Breite der Embryosackbasis nach der Meinung Manns abhängig ist.

Die in Dreizahl vorhandenen Antipoden nehmen den untersten, spitz ausgezogenen Teil des verkehrt eiförmigen Embryosackes ein. Wenn die kleinen Polkerne noch unverschmolzen sind, zeigen sich die Antipoden als keulenförmige, 20—25 μ lange und 8—10 μ breite Zellen, die immer einkernig und auf diesem Stadium reich an feinkörnigem Plasma sind (Fig. 74). Das Chromatin der Kerne ist in Form kleiner, wohl differenzierter Körner vorhanden, die immer mehr an Größe zunehmen, je mehr die Antipoden und ihre Kerne anwachsen.

Auf dem nächsten Entwicklungsstadium finden wir die Antipoden als blasige Gebilde vor (Fig. 75), deren Kerne sich noch nicht bedeutend vergrößert haben. Auffallend ist doch, daß das Chromatin beträchtlich grobkörniger ist.

In Fig. 76 sehen wir die untere Hälfte eines schon älteren Embryosackes. Einige wenige frei im Embryosackplasma liegende Endospermkerne sind vorhanden. Die breiter gewordenen Antipoden — sie haben jetzt einen Durchmesser von etwa 30 μ, während die Höhe dieselbe geblieben ist — erscheinen hier klein und unbedeutend im Verhältnis zur Größe des Embryosackes. Das Plasma der einkernigen Antipoden wird immer vacuolenreicher. Dagegen nehmen die Kerne ein wenig an Volumen zu; der Chromatingehalt derselben wird reichlicher.

Die Antipoden liegen immer in demselben Plan. Ich habe keinen Fall gefunden, wo die Antipodenzellen, wie es Mann beschreibt, übereinander gelagert waren. Die Zellen zwischen Antipoden und Chalaza zeichnen sich durch keine auffallende Streckung oder Anordnung aus. Sie verhalten sich in dieser Beziehung ganz wie die von Aconitum, zeigen aber im Gegensatz zu diesen keine lichtbrechenden, gelb gefärbten Membran; die Wände werden durch Hämatoxylin blau gefärbt.

In älteren Embryosäcken, die eine größere Anzahl freier Endospermkerne enthalten, trifft man Antipoden, die eine Höhe von 25 μ besitzen (Fig. 77). Dies ist aber auch, meinen Messungen nach, die Maximalhöhe einer Antipode von *Myosurus*. Die Kerne in diesen Antipoden sind 10—12 μ groß, haben also, wenn auch nicht viel, an Volumen zugenommen. Sie sind jetzt auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angelangt. Die Chromatinsubstanz ist in

relativ großen Körnern zu sehen und das Plasma im allgemeinen am oberen Ende reichlich vorhanden. Der untere Teil derselben erscheint dagegen oft vacuolig.

Über die Degeneration der Antipoden von *Myosurus* ist nicht viel zu erwähnen. Die Zellen werden vom Endosperm eingeschlossen, fallen zusammen (Fig. 78) und bilden schließlich eine formlose Masse.

In den reifen Samen finden sich keine Spuren von den Antipoden mehr vor.

Trautvetteria.

Untersuchte Art:

Trautvetteria palmata (Michaux) Fisch. et Mey.

Die anatrope Samenknospe von *Trautvetteria palmata* enthält einen ovoiden Embryosack, dessen Basis etwas zugespitzt und von lichtbrechenden, gelblichen Zellen umgeben ist. Die untere Hälfte des Embryosackes wird von einer Anzahl Cytoplasmafäden durchzogen, die sich vielfach kreuzen, den halben Embryosack wie mit einem Plasmanetz ausfüllend. In den Plasmaansammlungen dieses Netzes finden wir eine größere Anzahl freier Antipodenkerne, die sich durch ihre geringere Größe von den beiden in demselben Netz aufgehängten Polkernen unterscheiden (Fig. 79). Die freien, einnucleoligen, etwa 10 μ großen Antipodenkerne zeichnen sich durch ihre Chromatinarmut aus. Der in relativ großen Körnern vorhandene Chromatinstoff hat exklusiv peripherische Lage. Die Zahl der Antipodenkerne wechselt von fünf bis neun oder ist noch größer.

Verfolgen wir jetzt das weitere Schicksal dieser Kerne, so finden wir, daß jeder von ihnen während oder gleich nach der Verschmelzung der Polkerne sich von den anderen durch eine dichtere Plasmaschicht abgrenzt. Die Antipoden befinden sich jetzt auf ihrem Primordialstadium. Die Zellen liegen in derselben Höhe, d. h. sie sind alle mit ihrer Basis am unteren Ende des Embryosackes befestigt. Ihre Länge beträgt etwa 30 μ. Die Form ist einer gestreckten Blase ähnlich (Fig. 80). Was einem sofort auffällt, ist die eigenartige Anhäufung vom Cytoplasma am oberen Ende der Antipoden. Der größte Teil der Zelle bildet einen Saftraum. Das Plasma ist feinkörnig. Die Kerne, welche ihren Platz in der polaren Plasmaansammlung haben, wachsen nur sehr langsam. Ihr Chromatingehalt steht ungefähr auf demselben Punkt wie vorhin. Sogar in Embryosäcken, deren primärer Endospermkern sich schon geteilt hat, entdeckt man selten eine auffallende Größenzunahme oder einen höheren Chromatinreichtum der Antipodenkerne. Dagegen haben die Antipodenzellen an Größe zugenommen. Ihre Länge ist etwa 50 μ. Sie haben eine sehr langgestreckte Blasenform und bilden durch ihre große Zahl (Fig. 81 zeigt 11 Antipoden) ein förmliches, den halben Embryosack ausfüllendes Gewebe. Die Kerne liegen immer noch am oberen Ende der Zellen. Das Plasma ist von körniger Struktur. Nur einzelne von den Kernen zeigen sich chromatinreicher und größer als in den jüngeren Stadien. Die

Größe der Kerne ist, wie gesagt, ebensowenig hervorragend wie in der jugendlichen Periode der Antipoden.

Wie sich die Antipoden von *Trautvetteria* bei der weiteren Entwicklung verhalten, hatte ich leider keine Gelegenheit zu studieren, da mir ältere Entwicklungsstadien der Samenknospe fehlten.

Ranunculus.

Untersuchte Arten:

Ranunculus Ficaria L.
Ranunculus falcatus L.
Ranunculus trichophyllus Chaix.
Ranunculus fluitans Lam.
Ranunculus alpestris L.
Ranunculus auricomus L.
Ranunculus glacialis L.
Ranunculus Lingua L.
Ranunculus arvensis L.
Ranunculus acer L.
Ranunculus aconitifolius L.
Ranunculus bulbosus L.
Ranunculus divaricatus Schrk.
Ranunculus montanus Willd.
Ranunculus repens L.
Ranunculus sardous Crantz.
Ranunculus amplexicaulis L.
Ranunculus anemonefolius D. C.
Ranunculus parviflorus L.

In den meisten Arbeiten, welche die Antipoden der Ranunculaceen behandeln, werden die *Ranunculus*-Arten als Beispiele für große und dauerhafte Antipodenzellen angeführt. So schreibt schon Hegelmaier (32) 1878 in seinem die dikotylen Keime behandelnden Werk über die Antipoden der *Ranunculus*-Spezies (S. 9) folgendes: „Allgemein ist den Antipoden eine relativ große Dauerhaftigkeit eigen. Sie nehmen nicht bloß an Volumen zu, sondern ihre Membranen verdicken auch . . .“ Des weiteren macht Hegelmaier auf die Entstehung eines Postaments, „eines zapfenförmigen Vorsprungs“, aufmerksam. Mottier (62) hat auch den Antipoden von gewissen *Ranunculus*-Arten sein Interesse gewidmet. Er beobachtet zwar die beträchtliche Größe der Zellen bei *Ranunculus*, konstatiert aber gleichzeitig, daß diese nicht den enormen Zuwachs und das Volumen zeigen wie z. B. *Aquilegia* u. a. Gattungen. An der Basis der Antipoden hat Mottier tracheidähnliche Elemente gefunden. Wie Hegelmaier hat auch Coulter (15) die in späteren Stadien erfolgende laterale Verlagerung der Antipoden beschrieben. Endlich sind die Antipoden bei *Ranunculus* von Guignard und Lötscher untersucht worden. Guignard (28) geht ziemlich kurz über die betreffenden Zellbildungen hinweg. Er begnügt sich damit, festzustellen, daß die Antipoden bei *R. Cymbalaria* und *R. Flammula* einkernig sind. Lötscher (55) hat, wie früher erwähnt wurde, die ernährungsphysiologische Seite der Antipoden zu viel vor den

Augen gehabt, um gleichzeitig den Zellen ein größeres Interesse in morphologischer Hinsicht abgewinnen zu können.

Der Bau der Antipoden von *Ranunculus* ist bei allen Arten ungefähr derselbe. Bei einer Art strecken sich vielleicht die Zellen auf einem gewissen Stadium mehr in die Länge als bei der anderen; bald wird ein größeres Postament gebildet, bald ein kleineres; die Kerne der einen Art entwickeln sich womöglich nicht so rasch, bleiben vielleicht kleiner als die der anderen usw. Im großen ganzen sind aber diese Abweichungen nicht auffallend genug und von keiner so großen Bedeutung, als daß es notwendig erschiene, die verschiedenen Arten getrennt zu behandeln. Wie bei den im vorhergehenden beschriebenen Gattungen behandele ich also alle *Ranunculus*-Spezies zusammen und werde auf die besonderen Abweichungen, wo solche bei den verschiedenen Arten vorkommen, aufmerksam machen.

Vor der Verschmelzung der Polkerne treffen wir an der gewöhnlich recht breiten Basis des ovalen Embryosackes die immer in Dreizahl vorhandenen Antipoden, welche im allgemeinen als kleine blasenförmige, neben einander in derselben Ebene liegende Höcker erscheinen (Fig. 82). Vor dem Auftreten eines primären Endospermkerns erreichen die Zellen keine bedeutendere Größe. Ihre Länge beträgt 20 μ, ihre Breite etwa 15—20 μ. In jüngeren Stadien sind die Antipoden immer einkernig und bleiben für gewöhnlich so bis zum Anfang der Degeneration. Die blasenförmigen Zellen enthalten ein von kleinen Vacuolen durchsetztes Plasma und kleine, 5—10 μ große, kugelige Kerne, deren Chromatin feinkörnig ist.

Gleich mit der Verschmelzung der Polkerne fängt die eigentliche Entwicklungsperiode der Antipoden an. Die Zellen strecken sich und breiten sich, je nach dem der Nucellus an ihren Seiten aufgelöst wird, aus. Ihre Blasenform halten sie im allgemeinen bis zur Zeit der Degeneration bei. Hie und da trifft man langgestreckte Antipoden an, wie z. B. bei *R. anemonefolius* (Fig. 84). Bei *R. acer* sind die jungen Antipoden niedrig, aber sehr breit (Fig. 83). Fig. 85, 86 und 87 stellen Antipoden von verschiedenen *Ranunculus*-Arten dar, wie sie gleich nach der Bildung des primären Endospermkerns erscheinen. Verfolgen wir jetzt die Entwicklung der Antipodenzellen, so beobachten wir, daß ihr Zuwachs parallel der Volumenzunahme des primären Endospermkerns geht. Die Form der Zellen ist eine mehr oder weniger unregelmäßige Blase, die von der Embryosackhöhle umgeben ist (Fig. 88—92). Das Plasma der Antipoden wird immer vacuoliger und die Kerne chromatinreicher und größer. Das Chromatin erscheint bald in kleineren oder größeren Körnern, bald als ein netzartiges Gerüst, den Nucleolus umgebend. Bei *R. repens* beobachtete ich einmal auf diesem Stadium zweikernige Antipoden (Fig. 89).

Steht die Teilung des großen, primären Endospermkerns bald bevor, messen wir Antipoden von 40—50 μ (Fig. 91—93, 95—96), ja, wie die Fig. 97 zeigt, von 70—75 μ Länge. Die Breite der Zellen wechselt sehr, von 25—70 μ, je nach der Länge derselben.

Eine sehr unregelmäßige Form zeigen oft die Antipoden von *R. bulbosus* (Fig. 91).

In der Regel liegen die Antipoden um eine gemeinsame Achse herum gelagert. Bei *R. Lingua* habe ich aber oft die drei Antipoden in einer Reihe neben einander, wie Fig. 94 es zeigt, beobachten können. Bei *R. Lingua* kommen auch mehr-nucleolige Antipodenkerne vor.

Während die Antipoden an Größe zunehmen, bildet sich auch allmählich ein Postament aus den teils seitlich, teils unter den Antipoden liegenden, gelblichen, lichtbrechenden Zellen aus. Die ersten Anfänge eines solchen Postamentes beobachtet man oft lange vor der Teilung des primären Endospermkerns. Die vollständige Ausbildung geschieht aber meistens erst nach der Entstehung einiger freier Endospermkerne. Die unterhalb der Antipoden anschließenden Zellen dieses Postamentes sind oft langgestreckt, eine zuführende Bahn bildend, gleich oft aber mehr kubisch oder von unregelmäßiger Form. Ihre Membranen und die Verdickungen dieser stimmen ungefähr mit denjenigen von *Delphinium* überein. Die Verdickungen sind demnach nicht so beträchtlich wie bei *Aconitum* u. a.

Die Antipoden begegnen uns also jetzt als große, kurz gestielte oder ungestielte Blasen mit vacuoligem Plasma von teilweise fibröser Natur und großen, ovalen oder kugelrunden, chromatinreichen Kernen, deren Durchmesser bis auf 22 μ steigt. In den Nucleolen der Kerne treten allmählich kleinere und größere Vacuolen auf und die Nucleolen selbst schwellen an und nehmen hie und da eine irreguläre Form an (Fig. 96—98). Das Chromatin kommt als große Körner oder fetzenartige Stücke vor. *R. montanus* zeigt oft auf diesem und späteren Stadien Antipoden, die zwei dicht neben einander liegende Kerne enthalten. In Fig. 97 sind zwei Antipoden gezeichnet, von denen die eine zweikernig, die andere dagegen einkernig ist. Der Kern in der linken Zelle ist, wie auf der Figur sichtbar ist, annähernd doppelt so groß wie jeder der zwei Kerne der rechtsliegenden Antipode. Die schwarzen Punkte in der rechten Antipode sollen oft vorkommende, stärkeähnliche Körner vorstellen.

Erst später, also in Embryosäcken, die einige Schichten Endosperm gebildet haben, erreichen die Antipoden den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die Lage derselben ist dann auch im allgemeinen lateral. Sie ruhen auf einem seitlich in den Embryosack hervorspringenden Postament. Bei mehreren Arten wird auch kein größeres Postament gebildet, es entsteht nur eine kleine Hervorwölbung, welche die Antipoden trägt. Die Antipoden besitzen auf dieser letzten Station ihres Daseins als lebenskräftige Zellen (Fig. 99) eine Länge von 70—90 μ und eine Breite von 70—80 μ. Der Diameter der Kerne ist etwa 40 m. Die letzteren befinden sich jetzt schon in Zerfall und haben daher eine unregelmäßige Form. Die Chromatinsubstanz zerfällt in große Klumpen und die ebenfalls unregelmäßigen Nucleolen werden sehr vacuolig und schwammig. Das Plasma der verhältnismäßig noch lebenskräftigen Antipoden ist, speziell im unteren Teil von fibröser Struktur. Fig. 100 zeigt einen Antipodenkern von

R. flammula, der in Degeneration begriffen ist. Das Chromatin zerfällt in kleine, bandförmige Stücke, die sich kräftig blau färben.

Erst in reifen Samen sind die Antipoden vollständig zu Grunde gegangen. Man sieht hier keine Spuren von ihnen. Nur Teile des zerdrückten Postamentes sind noch zu beobachten.

Thalictrum.

Untersuchte Arten:

Thalictrum aquilegiaefolium L.
Thalictrum minus L.
Thalictrum galioides Nestler.

Mottier und Overton untersuchten die embryologischen Verhältnisse bei verschiedenen *Thalictrum*-Arten.

Mottier (62), welcher Forscher *Th. dioicum* als Objekt verwendete, erwähnt nur ganz kurz, daß die Antipoden bei dieser Art sehr groß seien. Nach Overton (67) sollen die Antipoden von *Th. purpurascens* eine enorme Größe erreichen; sie werden oft so ang und groß, daß sie, wie Overton sagt, „often reach almost to the center of the sac". Ihre Kerne teilen sich, nach demselben Autor, durch Fragmentation.

Die Antipoden von *Thalictrum* sind entweder von Blasenform oder von Keulenform. Die erstere kommt im allgemeinen *Th. aquilegiaefolium* und *Th. minus* zu (Fig. 101 und 102). Die Antipoden von *Th. galioides* dagegen sind mehr langgestreckt, keulenähnlich (Fig. 103 und 104).

Bei den von mir studierten Arten liegen die Antipoden immer in demselben Plan, wie die *Ranunculus*-Antipoden. Vor der Verschmelzung der Polkerne trifft man sie bald ein-, bald zweikernig (Fig. 101 und 103). Die Kerne haben einen Diameter von 8—10 μ. Wenn die Kerne der Antipoden in den jüngsten Stadien sich nicht geteilt haben, gehen sie auch später keine Teilungen ein. Ein analoges Verhalten zeigen ja die Kerne der Antipoden von *Anemone, Clematis* u. a. Oft habe ich unter den drei Antipoden eines Embryosackes eine einkernige und zwei zweikernige Zellen beobachtet. Fig. 103 illustriert ein solches Beispiel. Bei *Th. aquilegiaefolium* sah ich einmal alle Antipoden einkernig (Fig. 102).

Bei den *Thalictrum*-Arten kommen an der Basis des Embryosackes und zwischen den Antipoden und der Chalaza keine lichtbrechenden, dennoch aber längliche, zuführende Zellen vor.

Nach der Teilung des primären Endospermkerns schlagen die Antipoden eine andere Entwicklung ein als z. B. die von *Ranunculus*. Sie wachsen zu großen, oft 70 μ langen und 50 μ breiten, birnähnlichen Zellen an, die meistens vollständig vom Embryosack umschlossen sind. Nur die obere Seite der im Längsschnitt annähernd keilförmigen Zelle wölbt sich frei in den Embryosack hinein (Fig. 105). (Bezüglich der Größe der Antipoden habe ich niemals einen solchen enormen Zuwachs der Antipoden bei den von mir untersuchten Arten beobachtet, wie Overton für *Th. purpurascens* beschreibt.) Die oft in den jungen Antipoden am oberen Ende gelegenen größeren Vacuolen des Plasmas sind hier

verschwunden und durch eine größere Zahl kleinerer ersetzt worden. Der untere Teil des Plasmas färbt sich besonders kräftig, ungefähr wie bei den basal gelegenen Antipoden von *Actaea Cimicifuga*. Die Kerne, deren Chromatin ein unregelmäßiges Netz bildet, sind 25 μ groß geworden, zeigen aber noch keine eigentlichen Degenerationsspuren.

Anders mit den Antipoden in Embryosäcken, in welchen schon drei bis vier Schichten Endosperm gebildet sind. Hier fangen die Zellen an zu degenerieren; sie werden allmählich vom Endospermgewebe zerdrückt, die Membranen falten sich, das Plasma färbt sich nicht mehr in normaler Weise und die jetzt etwas unregelmäßigen, 35 μ großen Kerne (Fig. 106) zerfallen allmählich. Zuerst wird hierbei die Kernmembran aufgelöst oder gesprengt, die Chromatinsubstanz bildet größere Klumpen und die unregelmäßigen Nucleolen werden immer schwammiger durch die zahlreich auftretenden Vacuolen. Schließlich zerfallen die Nucleolen in mehrere Stücke (Fig. 106). Die Kerne gehen jetzt infolge Zerfalls allmählich vollständig zu Grunde.

Suchen wir in reifen Samen nach Resten der Antipodenzellen, finden wir nur gelbliche, lichtbrechende Massen vor, die an der Basis des von Endosperm vollständig angefüllten Embryosackes liegen.

Adonis.

Untersuchte Arten:

Adonis aestivalis L.
Adonis vernalis L.

Von allen von mir untersuchten Ranunculaceen-Gattungen besitzt *Adonis* die kleinsten Antipoden. Deshalb und auch weil der Embryosack dieser Gattung recht tief und lang ausgezogen ist, können die Antipoden, wenn die Schnitte nicht median getroffen oder nicht dünn genug sind, sehr leicht übersehen werden.

Vesque (92, S. 264) hat auch bloß einmal eine einzige zweikernige Antipode bei *A. vernalis* gesehen. Ob Hegelmaier (34) überhaupt bei *Adonis* Antipoden gefunden hat, ist schwer zu sagen, denn er schreibt bloß folgendes S. 9: „während in der Nähe der Antipoden noch eine einfache Lage Zellen (von Endosperm) besteht. . . .“ Nach meinen Untersuchungen beobachtet man nämlich niemals Antipoden in Embryosäcken, wo schon Endosperm gebildet ist.

Über den Entwicklungsgang der fraglichen Zellen bei *Adonis* ist, wie aus dem vorher Gesagten erhellt, sehr wenig zu sagen. Die Antipoden haben keine so lange und abwechslungsreiche Entwicklung wie die der anderen Ranunculaceen.

Die kleinen, unansehnlichen, immer zu drei vorkommenden Antipoden haben, wie gesagt, ihren Platz an der Basis des Embryosackes und liegen meistens in demselben Plan um eine gemeinsame Achse. Nur einmal habe ich sie, wie in Fig. 107 für *A. aestivalis* dargestellt ist, übereinander gelagert gefunden. In einem anderen Falle fand ich sie bei derselben Pflanze alle drei in einer Reihe

in derselben Höhe angeordnet, so wie ich es im vorhergehenden für *Ranunculus Lingua* beschrieben habe.

Die Zellen sind bald ein-, bald zweikernig (Fig. 109); für gewöhnlich enthalten die kleinen, 3—5 μ langen Kerne mehrere Nucleolen und besitzen eine unregelmäßige, etwas gebogene oder ovale Form. Das Chromatin ist spärlich vorhanden. Die anderen Kerne des Embryosackes färben sich immer bedeutend kräftiger.

Die Antipoden wachsen jetzt an, so daß sie eine langgestreckte Form (Fig. 108) und konvexe Wände bekommen. Die Kerne nehmen auch an Größe zu; der Durchmesser derselben ist auf 7 μ gestiegen. Die Chromatinsubstanz vermehrt sich allmählich; in den ältesten Stadien der Antipoden färben sich die Kerne recht kräftig. Das Plasma ist dagegen vacuolenreicher geworden. Größere Kerne als 8 μ habe ich in keinem Fall beobachtet. Die längsten Antipoden werden 25 μ bei einer Breite von 8—11 μ.

Der Beginn der Degeneration der Antipoden ist bei dieser Gattung ein sehr wechselnder. Vergebliche Mühe ist es, nach Antipoden nach der Bildung eines Endosperms zu suchen. Keine Spuren sind davon anzutreffen. Dies ist ja auch zu erwarten. Die Antipoden erreichen hier keine hervorragende Entwicklung, sind also empfindlicher und weniger widerstandsfähig als die der anderen Gattungen der Ranunculaceen gegenüber der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes und dem Druck des Endosperms. Kurz nach der Bildung einer geringen Anzahl freier Endospermkerne zeigen auch die Zellen Degenerationserscheinungen. Ja sogar vor der Verschmelzung der Polkerne habe ich degenerierende Antipoden bei *A. aestivalis* beobachtet.

Die Degeneration geht hier wie bei den Antipoden anderer Gattungen vor sich. Die Kerne werden mehr und mehr unregelmäßig. Die Nucleolenzahl nimmt zu; die Nucleolen werden schließlich aufgelöst, und die Kerne erscheinen als unregelmäßige, sich stark färbende Massen, während die Wände der Antipoden zusammengefallen sind und das Plasma derselben vacuolige, schaumige Struktur besitzt (Fig. 110).

Fam. Berberidaceae.

Podophyllum.

Untersuchte Art:

Podophyllum peltatum L.

Obwohl nur wenige Entwicklungsstadien der Samenknospe von *Podophyllum* mir zur Verfügung standen, will ich doch, da die Pflanze embryologisch noch nicht untersucht ist, die für die vorliegende Arbeit wichtigeren Befunde, wenigstens was die Antipodenzellen betrifft, kurz erwähnen.

Der ovale, an den Enden verbreiterte Embryosack von *Podophyllum* ist schon vor der Verschmelzung der beiden Polkerne von beträchtlicher Größe. An seiner breiten Basis liegen die drei Antipoden, welche eine dem Umfang des Embryosackes entsprechende Größe besitzen. Sie sind von unregelmäßig blasiger Form, 35 μ

lang und 30—50 μ breit (Fig. 111). Die Antipoden enthalten je einen Kern, der viel größer und chromatinreicher ist als irgend einer der Kerne des Eiapparats. Der Durchmesser der kugeligen ovalen Kerne beträgt 20—25 μ. Das Chromatin kommt in Form kleiner Körner vor, die den Kern ausfüllen. Die Nucleolen sind schon auf diesem Stadium vacuolig, was darauf hindeutet, daß die Antipoden und ihre Kerne bei dieser Gattung von geringer Widerstandsfähigkeit sind. Das Plasma der Zellen ist auch vacuolig, sogar recht reich an größeren Safträumen.

Sehen wir uns einen Embryosack an, dessen Polkerne schon verschmolzen sind, finden wir, daß die obere Hälfte der Antipode, welche sich in die Länge gestreckt hat, von einer einzigen Vacuole eingenommen wird, während der sehr große und an Chromatin reiche Kern im unteren Teil der Zelle liegt. Schließlich wird das Zelllumen nur von einzelnen Plasmafäden durchzogen. Schon nach der Bildung von 2 Endospermkernen fangen die Antipoden an zu kollabieren. Die Zellen fallen zusammen, die Kerne zeigen sich in ihrer beträchtlichsten Größe, und die Nucleolen werden noch vacuoliger.

Der weitere Verlauf der Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Podophyllum peltatum* muß durch eine neue Untersuchung der Pflanze klargelegt werden.

Als ein Kuriosum möchte ich noch mitteilen, daß ich einmal in ein und demselben Embryosack zwei Eiapparate, zwei primäre Endospermkerne und sieben Antipoden antraf. Alle Zellen und ihre Kerne waren scheinbar normal entwickelt.

Epimedium.

Untersuchte Arten:

Epimedium alpinum L.
Epimedium pinnatum Fisch.

Über die Gattung *Epimedium* ist, soweit mir bekannt ist, bis jetzt nichts in embryologischer Hinsicht gearbeitet worden. Tischler erwähnt nur in seinem Referat (87) der Lötscher'schen Dissertation über die Funktion der Antipoden, daß *Epimedium* nach seinen Untersuchungen in eine der von Lötscher aufgestellten Antipodengruppen eingereiht werden könnte.

Auf dem jungen Stadium, wo die Polkerne in der Nähe des Eiapparats verschmelzen, zeigen sich die Antipoden als langgestreckte Zellen, deren dem Innern des Embryosackes zugekehrte Membranen gerade oder konkav sind (Fig. 112). Sie sind im allgemeinen plasmareich und enthalten nur kleinere Vacuolen. Hier und da besitzt eine Antipode eine größere Vacuole am oberen Ende; dies kommt aber selten bei diesem Alter vor. Die etwa 12—15 μ großen, ovalen Kerne enthalten noch keine größere Mengen Chromatin. Jeder Kern besitzt einen, bisweilen vacuoligen Nucleolus.

Die Antipoden sind von der trichterförmigen Basis des Embryosackes umschlossen. Dieser Trichter wird von gelben, lichtbrechenden, langgestreckten Zellen gebildet, die nach unten gegen

die Chalaza hin von kürzeren, verschieden geformten Zellen derselben chemischen Beschaffenheit fortgesetzt werden. Diese Zellen haben getüpfelte Wände, die ungleichmäßig verdickt wie die bei *Delphinium* u. a. sind.

In der Chalaza der Samenknospe liegt ein Gewebestreifen von ebenfalls gelblichen Zellen zwischen den beiden Enden der Nucelluskutikula. Derselbe, der eine Art Diaphragma zwischen Nucellus und Leitbündelendigung des Funiculus bildet, besteht aus Zellen mit Cellulosewänden, die dicht wie ein Sieb mit Tüpfeln besetzt sind. Dieses Diaphragma von Zellen ist natürlich sehr durchlässig.

Nach der Vereinigung der Polkerne bekommen die Antipoden ein größeres Volumen und ein kräftigeres Aussehen (Fig. 113). Die Wände sind gegen die Embryosackhöhle zu konvex, der Durchmesser der Zellen ist von den früheren 10—15 μ auf 25 μ gestiegen; vor allem zeigen die Kerne eine Zunahme an Größe, indem ihre Länge 18—20 μ beträgt. Der Chromatingehalt der letzteren ist auch gestiegen; die Chromatinkörner erscheinen größer.

Vergleichen wir jetzt Fig. 113, welche ein relativ frühes Stadium in der Embryosackentwicklung darstellt, mit Fig. 115, so fällt uns sofort die gewaltige Vergrößerung auf, die der primäre Endospermkern erfahren hat. Gleichzeitig hiermit beobachten wir, daß die Antipoden etwa die doppelte Länge (80 μ) und die doppelte Breite (35 μ) besitzen. Ihr Plasma zeigt keine größeren Vacuolen, es färbt sich aber schwach und zeigt nicht mehr die körnige Struktur wie früher. Die größte Veränderung haben die Kerne erfahren, welche recht unregelmäßige Gestalt besitzen, aber sehr chromatinreich sind. Die Kerne haben einen Maximaldiameter von 25 μ. Ihre Nucleolen sind sehr vacuolig und von wechselnder Form.

Sobald der primäre Endospermkern sich geteilt hat, obliterieren die Antipoden (Fig. 114). Die Membranen werden schlaff, und die Zellen fallen zusammen in den Trichter. Es entsteht nur selten ein Postament bei dieser Pflanze. Hie und da beobachtet man eine kleine Vorwölbung, die von den lichtbrechenden Zellen gebildet wird; es kommt aber niemals zur Bildung eines solchen Postaments, wie wir es bei *Ranunculus, Anemone* u. a. kennen. Das Plasma der degenerierenden Antipoden zerfällt in Fetzen. Die Kerne gehen allmählich der Auflösung entgegen. Ihr Chromatin zieht sich von der Kernmembran zurück und bildet eine Ansammlung von Fetzen innerhalb des Kerns, dessen Nucleolus immer größer und vacuoliger, schließlich aufgelöst wird.

In den Samen von *Epimedium* beobachtet man niemals Reste der Antipoden.

Berberis.

Untersuchte Arten:

Berberis Aquifolium Pursh.
Berberis vulgaris L.

Berberis heteropoda Schrenk.
Berberis Thunbergii D. C.

Die Samenknospen der *Berberis*-Arten bergen einen sehr langen, schmalen Embryosack, an dessen etwas abgerundeter Basis drei kleine Antipoden ihren Platz haben. Zur Zeit der Verschmelzung der Polkerne, die am Eiapparat stattfindet, erscheinen die Antipoden als unbedeutende Zellen (Fig. 116). Auf demselben Stadium, also vor der Befruchtung, kommt es auch vor, daß man die Antipodenkerne noch frei in einer Plasmaansammlung antrifft. Die oben erwähnten Antipodenzellen zeigen schon in ihrer Jugend ein ähnliches Plasma, das sich schwach färbt und oft reich an Vacuolen ist. Die Wände sind gegen den Embryosack zu gerade oder konkav, nur selten schwach konvex, vorgewölbt. Jede Antipode besitzt einen kleinen Kern, welcher etwa 5×5 μ groß ist. Nur schwierig läßt sich in dem geringfügigen, aber chromatinreichen Kern ein Nucleolus nachweisen.

Mit dem Wachstum des Embryosackes und des jetzt entstandenen, meistens ovalen primären Endospermkerns vergrößern sich auch die Antipodenzellen ein wenig (Fig. 117). Ihre Kerne nehmen am meisten an Volumen zu. Der Plasmagehalt bleibt immer gering. Die Größe der Kerne ist jetzt gleich 12×12 μ. Ihre Chromatinsubstanz setzt sich aus kleineren, deutlich erkennbaren Körnern zusammen, die den immer größer werdenden Nucleolus umgeben. Der Nucleolus besitzt oft eine unregelmäßige Form. Das Nucellusgewebe unterhalb des Embryosackes ist aus teils langgestreckten, teils isodiametrischen Zellen aufgebaut.

Die *Berberis*-Arten besitzen wie *Epimedium* in der Chalaza ein Gewebe aus Zellen mit siebartig getüpfelten Membranen.

Je mehr sich der primäre Endospermkern seiner Maximalgröße nähert, desto mehr strecken sich die Antipoden und bekommen eine nach dem Innern des Embryosackes zu immer gewölbtere Oberfläche. Schließlich ragt das oberste Drittel der jetzt sehr voluminösen Antipoden frei in die Embryosackhöhle hinein. Die Antipoden sind dann etwa 90 μ lang, 35 μ breit und enthalten Kerne von 20 μ Durchmesser; die letzteren besitzen ovale Form und sind mit feinkörnigem Chromatin gefüllt (Fig. 118).

Weiter entwickeln sich die Antipoden von *Berberis* nicht. Ihre Membranen sind zu dünn und empfindlich, ihr Plasmagehalt und der davon abhängige Turgor viel zu gering, um dem anwachsenden Endosperm Widerstand leisten zu können. Die Zellen fallen infolge des Druckes des Endospermgewebes zusammen, das Plasma bildet Fetzen und Fäden, und die Kerne werden allmählich das Opfer der Degeneration. Der Chromatinstoff verteilt sich in größeren Klumpen um den vacuoligen Nucleolus herum. Die Kernmembran zerfällt schließlich, und die Kerne werden aufgelöst.

In dem von Endosperm gefüllten Samen von *Berberis* finden sich keine Reste der Antipodenzellen.

Fam. Papaveraceae.

§ *Hypecoideae.*

Hypecoum.

Untersuchte Art:

Hypecoum procumbens L.

Nicht der Antipoden wegen, sondern um die ihm so interessant erscheinenden Verhältnisse am Eiapparat klar zu legen, behandelt Hegelmaier (32, S. 42) die Gattung *Hypecoum* in seinem Werk über dikotyle Keime so eingehend. Bezüglich der Antipoden sagt er S. 43 nur, daß der Embryosack „regelmäßig drei in die Plasmaanhäufung des Chalazaendes eingebettete, kernhaltige, in derselben Weise wie bei *Ranunculus* zusammengelagerte Antipoden" enthält. Dagegen widmet der Verfasser der Entwicklung des Eiapparats, insbesondere der Synergiden, ein großes Kapitel. Die Synergiden, welche Hegelmaier mit dem Ausdruck „Eiträgerzellen" bezeichnet, „schlagen ein dem der Antipoden ähnliches Verhalten ein", wie der Verfasser S. 44 schreibt.

Da ich bezüglich der Vorgänge am Eiapparate weniges gefunden habe, was die Untersuchungen von Hegelmaier komplettieren könnte, und diese Verhältnisse übrigens außer den Rahmen meiner Arbeit fallen, trete ich darauf nicht näher ein. Ich bringe nur einige Zeichnungen des Eiapparates und der Kerne der Synergiden, welche zum Vergleich bei der Beurteilung der sich in den Antipoden abspielenden Vorgänge dienen können.

Zur Zeit, da die Polkerne in der Nähe des Eiapparates verschmelzen, finden wir die drei Antipoden als kleine Bläschen an der Basis des Embryosackes (Fig. 119); jede Antipode enthält einen kugeligen, relativ großen Kern. Die Antipoden selbst messen im Längsschnitt 20×25 μ, während ihre Kerne einen Durchmesser von 10—12 μ zeigen. Das Plasma färbt sich kräftig, ist aber reich an Vacuolen, die hauptsächlich peripherisch gelegen sind. In den Kernen beobachten wir verhältnismäßig große Chromatinkörner und einen großen Nucleolus.

Die Synergiden zeigen auf demselben Stadium vor der Befruchtung keine besondere Größe, sie sind viel kleiner als die Antipoden.

Das unter den Antipoden liegende Nucellusgewebe besteht aus isodiametrischen, polygonalen Zellen, denen keine gelbliche Färbung oder Lichtbrechung eigen ist.

Nach der Bildung eines primären Endospermkerns und vor seiner Teilung wachsen die Antipoden noch langsam; sie nehmen wenig an Größe zu. Die Antipodenblasen werden vielleicht ein wenig größer als die Synergiden. Der Größenunterschied gegenüber den früheren Stadien ist aber nicht beträchtlich.

Erst mit der Entstehung einer Anzahl freier Endospermkerne oder vielleicht richtiger mit der Teilung des primären Endospermkerns, die durch die Befruchtung eventuell beschleunigt wird, schlagen die Antipoden und gleichzeitig die Synergiden ein rascheres Wachstum ein. Die Antipoden nehmen hierbei eine blasige, fast kugelige Form

an (Fig. 120), die Synergiden erscheinen als gestreckte, birnähnliche Blasen (Fig. 121). Hegelmaier ist der Meinung, daß der aus der Eizelle hervorgegangene Embryo an einer der Synergiden aufgehängt oder „in die Furche, welche über den gemeinschaftlichen Scheitel der beiden mit ihren Seitenflächen einander angepreßten Eiträgerzellen verläuft und dieselben hier von einander trennt," eingepaßt sei. Meine Beobachtungen zeigen aber, daß der Embryo, wie Fig. 121 zeigt, ganz wie die Synergiden oben am Scheitel des Embryosackes befestigt ist, und zwar scheint er zwischen den Synergiden aufgehängt zu sein.

Die Antipoden sind von einem dicken Plasmabelag des Embryosackes umgeben, welcher zahlreiche, kleine Endospermkerne enthält. Der Plasmagehalt der Antipodenzellen ist bedeutend; besonders färbt sich das am oberen Ende derselben gelegene Plasma kräftig; das untere enthält meistens zahlreiche Vacuolen, wie auch Fig. 121 veranschaulicht. Das größte Interesse lenken die Kerne sowohl der Antipoden wie auch der Synergiden auf sich. Das Synergidenplasma ist vacuolenreich. Je vacuolenreicher es ist, desto größer erscheinen die Kerne, wie auch dann die Synergiden selbst ein viel größeres Volumen zeigen. Vergleichen wir auf diesem Alterstadium die Kerne der Antipoden (Fig. 120) mit denen der Synergiden (Fig. 121), so finden wir erstens das Volumen der Antipodenkerne vielmals größer. Während die Synergidenkerne nur 20×25 μ messen, erreichen die Antipodenkerne eine Größe, die gleich 45×35 μ ist. Zweitens beobachten wir einen großen Unterschied in der Struktur der Kerne. Die beiden Synergidenkerne besitzen ja schon in und für sich eine verschiedene Menge und Anordnung des Chromatins. Der Kern der größeren Synergide, deren Plasma auch vacuoliger ist — eine von den beiden Zellen ist meistens voluminöser — zeigt sich viel chromatinreicher und hat die Chromatinsubstanz in sternförmigen, mit einander in Verbindung stehenden Klumpen angeordnet, während das Chromatin im anderen Synergidenkern wie in gewöhnlichen, jugendlichen Zellen in kleinen Körnern vorkommt. Der Antipodenkern hat eine viel weitere Entwicklung erreicht, was nicht nur die Größe, sondern vor allem die ausgeprägtere, sternförmige Gruppierung des Chromatinstoffes beweist. Die großen Sternchen des Chromatins sind meistens durch feinere Anastomosen mit einander verbunden; es kommt hierdurch ein außergewöhnlich schön gezeichnetes Chromatinnetz zu stande, innerhalb welches der große Nucleolus liegt.

Zur Zeit der Degeneration der blasigen, vacuolenreichen Antipodenzellen, die vor der Ausbildung eines Endosperms anfängt, zeigen die Synergidenkerne, welche auf diesem Entwicklungsstadium der Samenknospe die vorhin erwähnte Größe der Antipodenkerne (50×30 μ, 30×35 μ usw.) erreichen, die ähnliche Anordnung des Chromatins, wie ich es oben für die Antipodenkerne beschrieben habe (Fig. 122 und 123).

Die Degenerationserscheinungen in den Antipoden äußern sich zuerst durch Zusammenfallen der Zellen. Gleichzeitig nehmen die Kerne unregelmäßige Formen an. Die Chromatinsternchen werden kleiner, ziehen sich zusammen, und die Nucleolen lagern sich meistens

vor ihrer Auflösung als irreguläre, stark lichtbrechende Klumpen an die eine Seite des Kerns.

In diesen beiden Fällen riesiger Entwicklung von Zellkernen sehen wir also, wie die Vergrößerung des Volumens und die Anhäufung des Chromatins in den Kernen immer der Größenzunahme der Zellen und vor allem der Abnahme des Plasmas parallel gehen.

Es finden sich in den reifen Samen von *Hypecoum* keine Reste der Antipoden oder der Synergiden.

§ *Papaveroideae.*

Chelidonium.

Untersuchte Art:

Chelidonium majus L.

In der oben unter *Hypecoum* erwähnten Arbeit von Hegelmaier (32) beschreibt der Verfasser auch die Embryologie von *Chelidonium majus*. Wie bei *Hypecoum* behandelt er auch die Antipoden von *Chelidonium* stiefmütterlich, indem er nur die Anwesenheit „von drei wohl ausgebildeten, einander angepreßten Antipoden mit großen Kernen" konstatiert.

Die Antipoden von *Chelidonium* erreichen in der Entwickelung keine hervorragende Lebenskraft, sie bleiben auf derselben Stufe stehen wie die Antipoden von *Berberis*. Eine relativ ebenso große Widerstandsfähigkeit wie die Antipoden von *Epimedium* zeigen sie selten. Noch weniger kann *Chelidonium* in dieser Hinsicht mit der ihr systematisch viel näher stehenden Gattung *Hypecoum* konkurrieren.

Lange vor der Verschmelzung der beiden Polkerne werden die drei Antipodenkerne von Zellen umgeben, die als kleine blasige Höcker (Fig. 125) an der Basis des Embryosackes erscheinen. Die Zellen sind etwa 8—10 μ hoch und mit einem vacuolenarmen, feinkörnigen Plasma versehen. Im allgemeinen besitzt das Plasma am oberen Ende der Antipoden eine noch kleine Vacuole. Wie wir im folgenden sehen werden, ist dies unter den Papaveraceengattungen eine recht gewöhnliche Erscheinung. Diese einzige, große, polare Vacuole bleibt oft, natürlich unter Volumenzunahme, bis zum letzten Augenblick des Bestehens der Antipoden erhalten. Die Kerne der Zellen sind bei diesem jungen Stadium nur 2—3 μ groß.

Die Basis des Embryosackes ist von einem Trichter aus lichtbrechenden Zellen umgeben, die meistens langgestreckt und von demselben Aussehen sind wie die bei *Delphinium* erwähnten.

Die Antipoden strecken sich jetzt in die Länge und nehmen eine mehr keulenähnliche Gestalt an. Sie ragen teilweise frei in den Embryosack hinein (z. B. Fig. 126).

Zur Zeit der Befruchtung oder, was ungefähr dasselbe zu sein scheint, auf dem Stadium der Verschmelzung der beiden Polkerne ähneln die Antipoden langgestreckten Blasen (Fig. 126). Ihr Plasma ist hier viel vacuoliger als früher; speziell hat die polare Vacuole ihr Volumen vergrößert. Gleichzeitig erscheinen die Kerne, die gewöhnlich in der oberen Hälfte der Antipoden liegen, größer und reicher an Chromatin. Ihr Durchmesser beträgt etwa 8 μ. Die

Kerne nehmen jetzt nach der Entstehung des primären Endospermkerns schnell an Volumen zu. Ihre Zellen bekommen eine immer mehr breit blasige Form.

Die höchste Entwicklung zeigen die Antipoden, nachdem einige Endospermkernteilungen erfolgt sind. Ihre Gestalt ist eine umgekehrt eiförmige, mit zugespitzter Basis. Die Länge der Zellen ist 50—60 μ und ihre größte Breite 30—35 μ. Das Plasma zeigt am oberen Ende eine einzige große oder mehrere kleine Vacuolen.

Um den Degenerationsvorgang der Zellen zu verfolgen, betrachten wir einen Embryosack, dessen Wandbelag schon eine große Zahl freier Endospermkerne aufweist. Die Degenerationserscheinungen sind die für die Antipoden gewöhnlichen. Die großen Kerne werden allmählich unter Zerfall ihres Chromatingerüstes und ihrer Nucleolen aufgelöst, die Zellmembranen werden gefaltet und fallen zusammen. Schließlich verschwinden die Zellen, dem Druck des Endosperms nachgebend, vollständig.

Glaucium.

Untersuchte Art:

Glaucium flavum Crantz.

Die Gattung *Glaucium* ist in bezug auf ihre Embryologie von Hegelmaier (32) studiert worden. Die Antipoden der Pflanze wurden aber nicht näher untersucht. Der Verfasser verzeichnet nur die Tatsache (S. 70), daß die Zahl der Antipoden drei ist.

Glaucium besitzt einen ovoiden, gegen die Chalaza hin zugespitzten Embryosack. Die Basis, an welcher die drei, auf dem Stadium der Verschmelzung der Polkerne 15—20 μ langen, keulenförmigen Antipoden liegen, ist von lichtbrechenden Zellen umgeben, die zu oberst mehr kubische Gestaltung haben, gegen unten zu aber von langgestreckter Form sind. Diese länglichen Zellen strecken sich bis zur Chalaza und bilden also bis dahin eine Art Leitungsbahn. Die Gegend in der Chalaza zwischen den „Leitungszellen“ und der Leitbündelendigung setzt sich aus einem Gewebe zusammen, dessen Komponenten Zellen von isodiametrischer oder unregelmäßiger Form sind.

Wie Fig. 127 zeigt, hat jede Antipode eine polare, in der Jugend sehr kleine Vacuole. Dagegen ist das untere Plasma im allgemeinen vacuolenfrei und färbt sich kräftig. Der Kern hat immer seinen Platz so hoch wie möglich in der Zelle; er liegt für gewöhnlich ganz unter der erwähnten Vacuole. Der Durchmesser der Antipodenkerne beträgt hier 3—5 μ. Von den jüngsten Entwicklungsstufen bis zu den Stadien, wo die Kerne eben anfangen, Zeichen der Hypertrophie zu zeigen, ist das Chromatin in wohl differenzierten Körnern vorhanden (Fig. 127—130).

Betrachten wir nun die Fig. 128 und 129, die verschiedene Altersstufen in der Entwicklung des Embryosackes repräsentieren, ersehen wir aus ihnen, daß den Antipoden auch in den Zwischenstadien polare Vacuolen eigen sind. Zwar ist auch das untere Plasma der Zelle vacuolig, die Größe der Safträume ist aber hier selten in die Augen fallend. Die Antipoden sind 45—50 μ lang,

birn- oder keulenähnlich (Fig. 128); mitunter scheint der Durchmesser der Zellen in der Breite überall ungefähr der gleiche zu sein (Fig. 129). Die Größe der Kerne beträgt etwa 15 μ, ist also viel größer als vor der Bildung des primären Endospermkerns. Der primäre Endospermkern streckt sich im allgemeinen vor seiner Teilung und sein Nucleolus bekommt zu dieser Zeit immer Vacuolen in seinem Innern.

Auf einem Querschnitt (Fig. 130) bietet die Antipodengruppe nichts außergewöhnliches. Die Antipoden liegen einander dicht angeschmiegt; ihre Innenwände verlaufen geradlinig und bilden miteinander einen Winkel von ungefähr 60°. Der Querschnitt jeder Antipode hat die Form eines Sektors.

Schon kurz nach der Befruchtung und der Bildung einiger weniger, freier Endospermkerne erreichen die Antipoden ihre Maximalgröße. Die länglich blasigen, oft bis zur halben Höhe des Embryosackes sich hinaufstreckenden Zellen sind von wechselnder Gestalt, etwa 70 μ lang und 40 μ breit und enthalten große, kugelige oder etwas unregelmäßig geformte Kerne von 25 × 30 μ Größe (Fig. 131). Die Kerne zeigen die gewöhnlichen Merkmale eines alten Antipodenkerns, wie sie für die Papaveraceen charakteristisch sind. Das Chromatin ist wie bei den vorher beschriebenen Gattungen in Form von in der äußersten Peripherie des Kerns liegenden, sternähnlichen Aggregaten vorhanden, die durch feinere Fäden aus Chromatin oder einer anderen Kernsubstanz in Verbindung mit einander stehen. Das große Kernkörperchen zeigt eine oft vacuolige Struktur. Das Plasma der Antipoden erscheint sehr vacuolig. Die polare, große Vacuole ist besonders charakteristisch für die Zellen in den älteren Stadien. Das Plasma zwischen den kleineren Vacuolen im unteren Teile der Antipoden ist dagegen hie und da von einer mehr oder weniger fibrösen Struktur.

Sobald der Wandbelag des Embryosackes mit zahlreichen Endospermkernen angefüllt ist, fangen die Antipoden an zu obliterieren. Die früher konvexen, blasig aufgetriebenen Membranen der Zellen fallen zusammen, werden gerade, konkav und gefaltet, das Plasma wird vacuolenreicher und das Chromatin der Kerne bildet große Klumpen, die sich etwas von der Kernmembran zurückziehen. Der Nucleolus erscheint unregelmäßig, sehr vacuolig und angeschwollen.

Die reifen Samen von *Glaucium* zeigen ein mit Aleuronkörnern und in den peripheren Schichten mit Stärke gefülltes Endosperm. Von Antipoden sind aber keine Spuren zu sehen.

Papaver.

Untersuchte Arten:

Papaver Rhoeas L.
Papaver Argemone L.
Papaver somniferum L.
Papaver bracteatum Lindl.
Papaver hybridum L.
Papaver Persicum Lindl.

Papaver Heldreichii Boiss.
Papaver lateritium C. Koch.
Papaver dubium.

Die *Papaver*-Arten sind bis jetzt nur einmal untersucht worden und zwar 1878 von Vesque (91). Wie es in den meisten von mir studierten embryologischen Arbeiten der Fall ist, werden hier die Antipoden nur kurz behandelt. Der Verfasser hat sein Augenmerk auf andere, ihm wichtiger erscheinende Verhältnisse gerichtet.

An der Basis des ausgezogen ovalen Embryosackes der *Papaver*-Arten treffen wir in der Regel drei in demselben Plan um eine gemeinsame Achse herum gelegene Zellen, die Antipoden. Für gewöhnlich sind sie auf der jüngsten Entwicklungsstufe von keiner bedeutenden Größe (etwa 20 μ lang und 12—15 μ breit) und besitzen eine blasige oder breit keulenähnliche Form (Fig. 132 und 133). In Embryosäcken, deren Polkerne noch frei sind, finden wir die gegen das Embryosackinnere zugekehrten Wände der Antipoden bald gerade, bald konvex und das Plasma der Zellen in größerer oder geringerer Menge vorhanden. Das letztere ist immer mit einigen kleineren oder häufig mit einer relativ großen, polar gelegenen Vacuole versehen. Für gewöhnlich färbt sich das jugendliche, körnige Plasma der Antipoden sehr kräftig. Die Kerne treten uns als kugelige oder ovale oder sogar, wie Fig. 132 zeigt, als birnförmige Körper entgegen, welche fast ausnahmslos in Einzahl vorkommen. Nur ein einziges Mal beobachtete ich in einer Antipode von *Papaver Rhoeas* zwei Kerne. Bezüglich der Anordnung der Chromatinsubstanz ist zu bemerken, daß diese immer als relativ große, oft in regelmäßigen Abständen voneinander an der Peripherie gelagerte Körner vorkommt.

In der Folge der Entwicklung wachsen die Antipoden zu mehr oder weniger gestreckten Blasen an, die bald auf einem noch ganz kleinen Postament erscheinen, bald von der Embryosackbasis vollständig umschlossen sind. Gewöhnlich nehmen die Antipoden eine dem Eiapparat gerade gegenüberliegende Stellung ein. *Papaver dubium* zeigt aber oft Antipoden, die eine schief laterale Lage im Embryosack einnehmen (Fig. 134), was in derselben Weise zu stande kommt wie die Verlagerung der Antipoden bei *Ranunculus*.

Allmählich wird jetzt das Nucellusgewebe an den Seiten der Antipoden aufgelöst, so daß diese schließlich an allen Seiten frei erscheinen (Fig. 134 und 135). Bei *P. Heldreichii* geschieht diese Auflösung gewöhnlich später als bei den andern Arten. Wie Fig. 136 zeigt, sind die Antipoden noch, obwohl der primäre Endospermkern schon gebildet ist, von der Embryosackbasis umschlossen. Das Plasma der Antipoden behält im allgemeinen während der ganzen Entwicklung der Zellen seine körnige Struktur. Die Kerne besitzen oft gleich nach der Vereinigung der Polkerne einen Durchmesser von 18 μ. Die Nucleolen nehmen auch allmählich an Volumen zu, wie aus den Fig. 133, 135 und 136 hervorgeht, ohne Vacuolen in ihrem Innern zu zeigen.

Wie gesagt, erscheinen die Antipoden früher oder später auf einem kleinen Postament. Dieses Postament wird eigentümlicherweise nicht ausschließlich von lichtbrechenden Zellen (wie bei

Ranunculus u. a.) oder von mit Hämatoxylin sich blau färbenden Zellen (wie bei *Nigella* u. a.) gebildet, sondern besteht aus beiden Zellarten. Das Postament bildet eine in den Embryosack hineinspringende, mehr oder weniger kugelige Vorwölbung, die auf der Oberfläche aus gewöhnlichen Zellen mit Cellulosewänden besteht, in der Tiefe aber, ungefähr in der Mitte, eine kleine, aus drei bis fünf oder bei einigen Arten mehreren lichtbrechenden Zellen bestehende Gruppe beherbergt.

Alle Zellen des Postamentes enthalten kleine, sich intensiv blau färbende Kerne. Die lichtbrechenden Zellen sind entweder länglich gestreckt oder weisen eine isodiametrische Form auf.

Sobald ein hügelähnliches Postament entstanden ist, wachsen die Antipoden in den meisten Fällen hauptsächlich in die Breite. Sie umwachsen vollständig den Hügel und schmiegen sich schließlich der Wandung des basalen Endes des Embryosackes an, wobei sie das Aussehen, wie ich es für *P. somniferum* in Fig. 137 dargestellt habe, bekommen. In der Figur ist die kleine Gruppe von lichtbrechenden Zellen besonders angegeben. Das Chromatin der hier 25 μ großen Antipodenkerne bildet große unregelmäßige Körner; die Nucleolen sind sehr vacuolig und angeschwollen.

In den meisten Fällen aber wachsen die Antipoden zu einer viel bedeutenderen Größe an, die an die Antipodenzellen von *Aquilegia* erinnert. Ihre Länge beträgt bis 140 μ und die Breite etwa 90 μ. Das Plasma ist sehr reich an großen Vacuolen und die Kerne haben ihre Maximalgröße, etwa 40×40 μ, erreicht. Das Chromatingerüst hat dasselbe Aussehen wie in den großen Antipodenkernen von *Hypecoum*. Der Nucleolus zeigt eine ganz irreguläre Gestalt, ist gelblich und von einer sehr großen Zahl Vacuolen durchsetzt (Fig. 138).

Die oben beschriebene Form und Größe bekommen die Antipoden der *Papaver*-Arten vor der Ausbildung eines Endosperms. Wenn die Bildung desselben beginnt, fallen die Antipoden schnell zusammen. Die Membranen falten sich, die Kerne werden sehr unregelmäßig und das Plasma zerfällt in Fetzen. Das weitere Absterben der Antipoden verläuft wie bei anderen Papaveraceen.

Die Samen von *Papaver* enthalten keine Spuren der früher so kolossalen Antipoden.

Endlich will ich erwähnen, daß ich sowohl bei *P. Rhoeas* als bei *P. dubium* fünfzellige Antipodengruppen beobachtet habe. Fig. 139 bringt eine dieser Gruppen im Querschnitt. Das Aussehen und die Größe dieser Zellen war dieselbe wie bei dreizelligen Antipodengruppen.

§ *Fumarioideae.*

Dicentra.

Untersuchte Art:

Dicentra spectabilis (L.) D. C.

Ebenso wenig genau bekannt wie die Antipoden der anderen Gattungen der Papaveraceen waren bis jetzt die Antipoden von

Dicentra spectabilis. Aus der Arbeit von Vesque (91) erfahren wir in der Erklärung der Tafelfiguren, daß *Diclytra speciosa* drei den Zellen des Eiapparates gleich große Antipoden besitze.

Leider ist es mir nicht gelungen, die späteren Entwicklungsstadien der Samenknospe zu erhalten, da die Blüten vor oder gleich nach der Befruchtung abfielen. Von Interesse kann es indessen doch sein, wenigstens die ersten Entwicklungsstadien der Antipoden kennen zu lernen. Der Bau der Antipoden von *Dicentra* ist übrigens demjenigen von den im folgenden beschriebenen Gattungen *Corydalis* und *Fumaria* recht ähnlich und wahrscheinlich sind auch die älteren Entwicklungsstufen dieser Zellen bei allen diesen drei Gattungen durch dieselben Merkmale charakterisiert.

Vor oder gleich nach dem Verschmelzungsakt der beiden Polkerne erscheinen die kleinen Antipoden als Zellen an dem basalen, recht spitz ausgezogenen Ende des langen, ein wenig gekrümmten Embryosackes. Sie besitzen eine Länge von 30 μ, aber eine Breite von nur 10—15 μ. Die Form der Antipoden ist demnach langgestreckt, keulenähnlich (Fig. 140). Bald sind die gegen die Embryosackhöhle zu gerichteten Wände der Zellen gerade, bald schwach konvex. Das Plasma ist körnig, auf diesem Stadium in reichlichem Maße vorhanden, mehr selten Vacuolen aufweisend. Wenn solche vorkommen, sind sie im allgemeinen klein und nehmen gewöhnlich eine polare Lage ein. Die Zellen sind immer einkernig. Die Chromatinsubstanz der kugeligen oder ovalen Kerne ist kleinkörnig, hauptsächlich an der Peripherie gelagert. Jeder Kern enthält einen kleinen, kugeligen Nucleolus.

Der primäre Endospermkern wächst an Volumen, nimmt eine mehr gestreckte Form an und ist entweder in der Mitte des Embryosackes aufgehängt oder liegt in einer Plasmaansammlung an der Seite des Embryosackes. Zu der Zeit, wo der primäre Endospermkern seine Maximalgröße erreicht hat, haben die Antipoden eine immer breitere Blasengestalt bekommen (Fig. 141). Sie sind vollständig von der Embryosackbasis umschlossen.

Die Basis des Embryosackes besteht aus lichtbrechenden, langgestreckten Zellen, die hier eine Art Schale bilden und gegen die Chalaza hin von entweder länglichen oder isodiametrischen Zellen fortgesetzt werden. Die Membranen dieser Zellen sind ungleichmäßig verdickt. Meistens erscheinen die Querwände, also die Membranen, die senkrecht zur Längsachse der Samenknospe stehen, dünner als die anderen. Das Plasma der Antipoden zeichnet sich durch seinen Vacuolenreichtum aus. Entweder trifft man immer noch die am oberen Ende gelegene große Vacuole oder dann ist das Plasma von einer größeren Zahl kleinerer Safträume durchsetzt. Die Kerne der bei diesem Alter 50 μ langen Antipoden sind von kugeliger, ovaler oder etwas unregelmäßiger Gestalt und etwa 15 im Durchmesser. Der Chromatingehalt ist gestiegen und die großen Nucleolen fangen schon an, wechselnde Formen zu zeigen.

Die weitere Entwicklung der Antipoden muß durch neue Untersuchungen klargelegt werden.

Corydalis.

Untersuchte Arten:

Corydalis nobilis Pers.

Corydalis Cava Schweigg. et Körte.

Wenn Hegelmaier (32, S. 100) von den Antipoden bei *Corydalis ochroleuca Koch.* schreibt, daß sie von geringer Dauer und Entwicklungsfähigkeit sind, so kann der Verf. sowohl recht als unrecht haben. Vergleicht man die Antipoden der *Corydalis*-Arten mit den von den Scrophulariaceen (3, 76) oder anderen Familien, bei denen die betreffenden Zellen oft vor der Befruchtung aufgelöst werden, muß man sie bei *Corydalis* als sehr resistent erklären. Nehmen wir aber z. B. die *Ranunculus*-Arten, *Delphinium* oder andere Ranunculaceen-Gattungen als Vergleichsobjekte, so ist die Behauptung von Hegelmaier bezüglich der Ausdauer ganz richtig. Was aber die Entwicklungsfähigkeit der Antipodengruppe angeht, finden wir selten unter den von mir untersuchten Familien Antipodenzellen, die eine so enorme Größe erreichen.

Zur Zeit der Vereinigung der Polkerne nehmen die Antipoden von *Corydalis* nur einen kleinen Teil des Embryosackes ein. Die länglichen Zellen, deren Plasma im allgemeinen nur eine am oberen Ende gelegene Vacuole enthält, besitzen gerade oder schwach konvexe Innenwände und sind immer einkernig.

Nach der Verschmelzung der Polkerne erscheinen die Antipoden als lange, keulenförmige, recht schmale Zellen, deren nach dem Innern des Embryosackes gekehrte Membranen sich mehr vorwölben, mehr blasig aufgetrieben werden (Fig. 142). Das Plasma wird vacuoliger; die größeren Vacuolen fangen schon an, sich bemerkbar zu machen und die kugeligen Kerne, welche ihren Platz gleich unter den am oberen Ende der Antipoden liegenden Vacuolen haben, sind chromatinreicher geworden. Die Antipoden haben etwa 40 μ Länge, sind aber bloß 10—15 μ breit. Ihre Kerne sind etwa 8 μ groß und enthalten ein an der Peripherie gelegenes körniges Chromatin. Die Nucleolen der Antipodenkerne sind oft auf diesem Stadium relativ groß, aber vacuolenfrei (Fig. 142).

Je mehr die Samenknospe sich durch Wachstum dem campylotropen Typus nähert, desto langgestreckter werden die Antipoden. Sie wachsen in die Länge und Breite und füllen immer das untere Ende des gebogenen Embryosackes aus, von dem sie beständig umschlossen bleiben.

Die Basis des Embryosackes ist hier wie bei *Dicentra* von einer Gruppe lichtbrechender, stark gelb gefärbter Zellen gebildet, die ungleichmäßig verdickte, getüpfelte Membranen aufweisen. Selten besitzen diese Zellen unter den Antipoden eine längliche Form.

Schließlich erreichen die Antipoden eine ganz unregelmäßige, schief gestreckte, blasige Form. Ihre Kerne zeigen dann eine fetzenartige Anordnung des Chromatins. Die Nucleolen werden vacuolig und das Plasma auch immer vacuolenreicher.

Fig. 143 zeigt endlich die Anfangsstadien der Degeneration der Antipoden, die durch das allmähliche Zerfallen der Kernsubstanz in Klumpen und Fetzen, vor allem aber durch das

Verhalten der großen Nucleolen charakterisiert wird. Fig. 143 veranschaulicht Antipoden nach der Befruchtung, nach der Bildung einiger Endospermkerne. Die jetzt im Obliterieren begriffenen Zellen, welche die Maximalgröße besitzen, sind 120—180 μ lang und 40—70 μ breit. Ihre Membranen sind teilweise zusammengefallen. Das Plasma zerfällt in Fetzen und die etwa 50 μ großen Kerne gehen wie die übrigen Teile allmählich zu Grunde. Die nach und nach vor sich gehende Auflösung der Nucleolen ist aber, wie gesagt, sehr charakteristisch. Zuerst nehmen sie eine unregelmäßige Form an; sie sind dann einem gelben, lichtbrechenden Öltropfen ähnlich. Die Zahl der Vacuolen wird immer größer, so daß die Nucleolen schließlich schwammiges Aussehen bekommen. Durch Einschnitte, die immer tiefer werden, zerfallen die Körper jetzt in kleine Stücke, die wie die Kerne und die Antipoden selbst nach und nach aufgelöst werden.

Sobald einige Schichten Endosperm entstanden sind, bilden die Antipoden nur eine formlose Masse.

Fumaria.

Untersuchte Arten:

Fumaria officinalis L.
Fumaria Vaillantii Lois.

Die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Fumaria* ist der der *Corydalis*-Arten so ähnlich, daß ich mich ganz kurz fassen kann. Alle in den Tafeln gebrachte Abbildungen von verschiedenen Entwicklungsstadien der Antipoden bei *Corydalis* können für *Fumaria* Geltung haben und umgekehrt.

Hegelmaier (32, S. 121) äußert sich in seiner Arbeit von 1878 über die Antipoden von *F. Vaillantii* folgendermaßen: „Die Antipoden sind groß, kernhaltig, werden bald darauf nach Vacuolenbildung in ihrem Inhalt desorganisiert". Wie relativ diese Ausdrücke „geringe Dauer", „bald darauf", etc. aufgefaßt werden müssen, habe ich unter *Corydalis* schon erwähnt.

Wie bei *Corydalis* nimmt der in früheren Stadien gestreckt ovale Embryosack von *Fumaria* in der Entwicklung eine immer gekrümmtere Form an. In seine Basis sind die langen, keulenförmigen Antipoden eingekeilt, die immer einkernig bleiben (Fig. 144). Auch hier ruhen die basalen Enden der Antipoden in einer Schale von lichtbrechenden Zellen, Membranen die gewöhnlichen, ungleichmäßig verteilten Verdickungstellen aufweisen. Dieses Gewebe ist dem bei *Corydalis* ganz ähnlich.

Das Plasma der Antipoden färbt sich in der Jugend kräftig, besitzt aber immer eine größere Vacuole am oberen Ende, die in späteren Stadien von einer größeren Zahl kleinerer und größerer Safträume begleitet wird. Die Zellen zwischen den Antipoden und der Chalaza sind hier quadratrisch — rundlich isodiametrisch. Von einem eigentlichen Leitgewebe kann man also ebensowenig wie bei *Corydalis* sprechen.

In älteren Stadien zeigen die Antipoden von *Fumaria* dieselbe schlauchförmige Gestalt wie bei *Corydalis*. Die Zellen schmiegen

sich (siehe Fig. 143!) der Embryosackwandung an. Die Kerne nehmen immer mehr an Größe zu, bis sie etwa dasselbe Volumen erreicht haben wie bei *Corydalis* (Fig. 143).

Nach der Ausbildung einer größeren Anzahl im Wandbeleg gelagerten Endospermkerne, desorganisieren die Antipoden. Sie sind dem anrückenden Endosperm ebensowenig widerstandsfähig wie die Antipoden von *Corydalis*.

Fig. 145 veranschaulicht die letzten Degenerationsvorgänge an einem Antipodenkern von *F. officinalis*. Nucleolen nehmen hierbei, wie aus der Figur hervorgeht, die abenteuerlichsten Formen an.

In Embryosäcken mit einer bis zwei Schichten Endosperm sind die Antipoden vollständig zerdrückt. Die Reste der Kerne färben sich intensiv blau und die Nucleolen erscheinen als gelbliche, stark lichtbrechende Massen, welche nur ungern Farbstoff, wie z. B. Magdalarot, speichern.

In reifen Samen findet man keine Spuren von den Antipoden.

2. Überblick der Gestaltung der Antipoden in den besprochenen Gattungen und Familien.

Aus den im speziellen Teil mitgeteilten Resultaten des Studiums der Morphologie der Antipoden geht unzweideutig hervor, daß die betreffenden Zellen innerhalb der untersuchten Familien bezüglich des äußeren Baues, der Zahl und Struktur der Kerne und schließlich der Ausdauer Gebilde von ungemein wechselnder Natur sind.

Von irgendwelcher Gruppierung der Zellen nach Form, Anheftung oder gegenseitiger Lage, Zahl der Kerne oder dergleichen, sehe ich vollständig ab, da eine solche weder von systematischen noch von anderen Gesichtspunkten aus von Wert wäre.

Bei den von mir untersuchten Gattungen haben die Antipoden immer eine im Embryosack basale Lagerung, die nur in einzelnen Fällen (*Nigella*, *Ranunculus* und ausnahmsweise bei einigen *Delphinium*- und *Papaver*-Arten) im Laufe der Entwicklung in eine laterale übergeht.

Die Zahl der Antipoden ist sowohl bei den Ranunculaceen als auch bei den Berberidaceen und Papaveraceen in der Regel drei. *Actaea* und *Trautvetteria* bilden unter den Ranunculaceen Ausnahmen, *Papaver* bei den Papaveraceen, in dem bei diesen Gattungen vier bis mehr Antipoden nicht selten zu beobachten sind.

Es würde zu weit führen, hier auf die Form unserer Zellen im einzelnen einzugehen. Kleinblasige Form zeigen die Antipoden von *Paeonia*, *Helleborus*, *Actaea*, *Myosurus* und *Adonis*. Bei *Caltha*, *Eranthis*, *Isopyrum* und *Thalictrum* treffen wir mehr oder weniger blasig-birnförmige, gestreckte Antipoden, die sich zu langen, breiten, voluminösen Zellen bei *Trollius* und *Aquilegia* entwickeln. Die beiden letzten Gattungen können zusammen mit *Nigella* als Bindeglied zwischen den zuerst erwähnten und den übrigen Ranunculaceen aufgestellt werden, da sie eine Art Postament bilden und *Nigella* eine ausgeprägte, den Ranunceln auch zukommende Blasenform in der Ausbildung der Antipoden aufweist. Die Postament bildenden Gattungen *Delphinium*, *Aconitum*,

Anemone und *Clematis* besitzen alle gestielt blasenförmige Antipoden.

Die Fam. *Berberidaceae* ist ausgezeichnet durch Antipoden, die eine gestreckte und unregelmäßige Blasenform haben.

Zuletzt kommen die Papaveraceen, welche auch in den älteren Entwicklungsstadien recht unregelmäßige Antipoden besitzen, die aber gewöhnlich von breit schlauchähnlicher, mehr schlaffer Gestalt sind.

Die kleinsten Antipoden besitzt *Adonis*, die größten *Eranthis*, *Aquilegia*, *Clematis*, *Papaver* und *Corydalis*.

Mehrkörnige Antipoden kommen unter den Ranunculaceen bei den Unterabteilungen *Helleboreae* und *Anemoneae* vor. Bei den anderen Familien und Unterfamilien beobachtete ich nur ein einziges Mal — bei *Papaver* — mehrkernige Antipodenzellen. Das mehrkernige Stadium der Antipoden geht immer aus dem einkernigen hervor und zwar, wie ich für die meisten Fälle festgestellt habe, durch karyokinetische Teilung des Kerns.

Die Lebens- und Ausdauer der Antipoden ist eine sehr verschiedene. Wie ich aber im speziellen Teil besonders hervorgehoben habe, gehen die Zellen auf einem für jede Gattung im allgemeinen bestimmten Stadium ohne Ausnahme zu Grunde. Sie werden einfach vom Endosperm zerdrückt, aufgelöst und assimiliert.

C. Mikrochemisches.

Im folgenden wird die chemische Beschaffenheit der Antipodenmembranen und derjenigen der postamentbildenden, lichtbrechenden Zellen behandelt, sowie die Mikrochemie des Eiapparates besprochen.

Da in den Untersuchungen der letzten Jahre, welche die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden in den Vordergrund stellen, auch die Kutikularisierung der äußersten Nucellusschicht sowie anderer Teile der Samenknospe vielfach als ein wichtiges Moment besprochen wird, sollen diese Verhältnisse in diesem Kapitel ebenfalls berücksichtigt werden.

Hieran schließe ich die Besprechung mikrochemischer Reaktionen, welche angestellt wurden, um durch Kenntnis der Verteilung der Stärke, des Zuckers usw., Anhaltspunkte zur Beurteilung der ernährungsphysiologischen Tätigkeit der Antipoden zu bekommen.

1. Chemische Beschaffenheit der Antipodenmembranen.

Wie aus der früher besprochenen Literatur hervorgeht, sind die Forscher über die Beschaffenheit der die Antipoden einhüllenden Membranen noch recht divergierender Meinung. Die Antipoden werden bald als Primordial-Zellen, bald als mit fester Cellulosemembran versehene Zellen angesehen. Besonders die einander entgegengesetzten, auf mikrochemische Reaktionen gestützten Resultate Osterwalder's (66) und Lötscher's (55) forderten eine Nachprüfung der Verhältnisse.

Die Reaktionen wurden an Mikrotomschnitten von 10—24 μ Dicke mit Clorzinkjod (60, S. 15) als Reagens ausgeführt. Die Beurteilung der Reaktionen erfolgte nach 5—15 Minuten und nach drei bis vier oder nach 15—20 Stunden Einwirkung der Reaktionsflüssigkeit auf das Objekt. Als Vergleichsobjekte dienten die somatischen Zellen der bezüglichen Samenknospen, deren Zellmembranen, wenn sie aus Cellulose bestanden, auch nach 20 Stunden Einwirkung des Reagens dieselbe Blauviolettfärbung zeigten wie zu Beginn der Experimente. Durch die Ausdehnung der Einwirkungszeit des Reagens erzielte ich gute und leicht zu beurteilende Ergebnisse. Nach 15—20 Stunden ist nämlich das auf einem Objektträger offen gestandene, nur von einem Deckglas bedeckte Chlorzinkjod teilweise entfärbt. Die eventuelle Blauviolettfärbung der Cellulosemembranen ist dann auf dem ungefärbten Untergrund sehr deutlich wahrzunehmen.

In vielen Fällen wurden die auf Objektträger aufgeklebten Schnitte mit Eau de Javelle (60 S. 15) behandelt, sodaß nachher die Ergebnisse der Cellulosereaktion noch leichter zu beurteilen waren.

Ich gebe hier die Resultate der Versuche in aller Kürze wieder.

Paeonia tenuifolia:

Die Antipodenmembranen geben vor der Befruchtung auch bei 20 Stunden Einwirkung des Reagens keine Cellulosereaktion. Nach der Befruchtung erfolgt Blauviolettfärbung der Membranen nach 15 Stunden.

Trollius europaeus:

Kurz nach der Befruchtung nehmen die Membranen nach 15 Stunden eine schwache blaue Färbung an.

Nigella arvensis:

Kurz nach der Befruchtung nach 15 Stunden schwache Blaufärbung, spätere Stadien der Antipoden geben nach derselben Zeit eine kräftige Cellulosereaktion.

Isopyrum fumaroides.

Jüngere und ältere Stadien nach der Befruchtung gaben alle sofort Blauviolettfärbung.

Aquilegia vulgaris:

Nach der Befruchtung geben die Antipodenmembranen nach wenigen Minuten Cellulosereaktion.

Delphinium Consolida:

Vor der Befruchtung tritt keine Blauviolettfärbung mit Cellulosereagenz auf.

Aconitum Napellus:

Die Antipodenmembranen geben auch bei 15 Stunden Einwirkung der Reaktionsflüssigkeit keine Cellulosereaktion vor der

Befruchtung. Nach dieser erfolgt Blauviolettfärbung der Membranen nach 15 Minuten.

Ranunculus acer:

Kurz nach der Befruchtung zeigen die Antipodenmembranen nach 20 Stunden eine bald schwächere, bald kräftigere Blaufärbung.

Thalictrum minus und *Adonis aestivalis:*

Vor der Befruchtung geben die Antipodenmembranen auch nach 20 Stunden Einwirkung des Reagens keine Cellulosereaktion.

Podophyllum peltatum und *Berberis vulgaris:*

Vor der Befruchtung zeigen die betreffenden Membranen keine Blauviolettfärbung. Zur Zeit oder nach der Befruchtung tritt mit Chlorzinkjod eine deutliche kräftige Färbung nach 20 Stunden ein.

Chelidonium majus:

Zur Zeit der Befruchtung zeigen die Antipodenmembranen eine bläuliche (in einigen Fällen) kräftige blauviolette Farbenreaktion.

Glaucium flavum, Papaver somniferum, Dicentra spectabilis, Corydalis Cava und *Fumaria officinalis:*

Vor oder zur Zeit der Befruchtung geben die Antipodenmembranen keine oder ausnahmsweise eine sehr schwache Blauviolettfärbung mit Chlorzinkjod.

Nach der Befruchtung tritt dagegen immer eine sehr deutliche Cellulosereaktion auf.

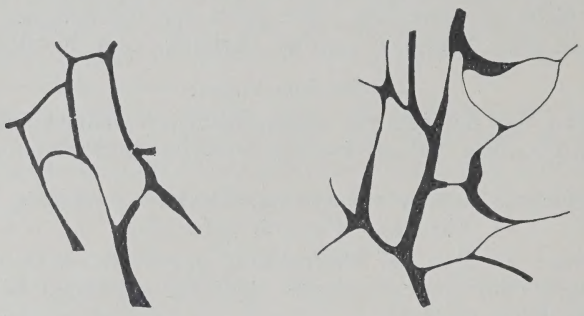
Aus den Reaktionsresultaten ist der Schluß zu ziehen, daß die Antipoden vor der Befruchtung als Primordialzellen ohne Cellulosemembran aufzufassen sind. Zur Zeit des Pollenschlauch-eintritts in den Embryosack oder erst einige Zeit nach der Befruchtung wird die Cellulosemembran der Antipoden angelegt. Den Reaktionen nach zu beurteilen, scheint es mir wahrscheinlich, daß die Cellulose zuerst in den Wänden, welche die Antipoden gegeneinander abgrenzen, entsteht. Erst später wird auch in die Membranen gegen die Embryosackhöhlung Cellulose eingelagert. Doch ist immerhin die Cellulosemembran in ihrer vollständigen Ausbildung relativ frühzeitig vorhanden.

Meine hier mitgeteilten Resultate bestätigen also die Richtigkeit von Osterwalders (66) Ergebnissen an *Aconitum Napellus*, bei welcher Pflanze der Forscher das Vorhandensein einer Cellulosemembran um die Antipoden herum konstatierte. Sie widerlegen aber die Behauptung Lötschers (55), die Membranen beständen aus mit Eiweißstoffen imprägnierter Cellulose.

2. Zuleitendes Gewebe und Postamentzellen.

Wie aus meinen Untersuchungen erhellt, decken sich die Ausdrücke „zuleitendes Gewebe“ und „postamentbildendes Gewebe“ nicht. Ein „Zuleitungsgewebe“ ist nicht immer postamentbildend, aber das aus lichtbrechenden Zellen aufgebaute Postamentgewebe kann oft gleichzeitig als „zuführende Bahn“ ausgebildet sein.

Hier will ich hauptsächlich das aus gelblich und lichtbrechend erscheinenden Zellen aufgebaute Gewebe besprechen. Die Zellen dieses dem Nucellus angehörenden Gewebes sind von sehr wechselnder Form und in allen Richtungen der Samenknospe gestreckt. Das auffallendste Merkmal dieser Zellen sind das Lichtbrechungsvermögen, die Gelbfärbung und die verschiedenartige Verdickungsweise ihrer Membranen. Wie ich bei *Delphinium*, *Ranunculus* u. a. Gattungen im speziellen morphologischen Teil erwähnt habe, sind die Verdickungen der Membranen bei ihnen nicht so in die Augen fallend wie z. B. bei *Aconitum*, *Anemone*, *Clematis* u. a. Fig. II zeigt einige Zellen dieses Gewebes von *Anemone Hepatica*.



IIa. IIb.

Fig. II. *Anemone Hepatica*. Postamentzellen im Längsschnitt. Vergr. 995/1.

Die Verdickungen werden an verschiedenen Stellen der Membran angelegt und gehen meistens allmählich in die dünneren Membranstücke über. Hie und da trifft man Tüpfel. Übrigens können ja auch die unverdickten Stellen der Wand als große, breite Tüpfel betrachtet werden.

Mittels der verschiedensten Reaktionen, die oft wiederholt und an den meisten der untersuchten Gattungen ausgeführt wurden, habe ich konstatiert, daß es sich hier um eine „Verholzung“ des Nucellusgewebes zwischen den Antipoden und der Chalazagegend handelt.

Als Reaktionsflüssigkeit wurden gebraucht:

Phloroglucin (60, S. 17).
Anilinhydrochlorat (60, S. 14).
Chlorzinkjod (60, S. 15).
Orcin (Orcin 1 g; Absol. Alkohol 10 cm^3; Salzsäure 38 % 10 cm^3).

Die Membranen geben mit diesen Reagentien die für diese charakteristischen „Holz“färbungen (rot, gelb, gelbbraun resp. rotviolett). In jüngeren Stadien der Samenknospe tritt die Färbung langsamer ein, mit zunehmendem Alter schneller. Alle diejenigen Gattungen, die in der Gegend zwischen Antipoden und Chalaza keine lichtbrechenden gelblichen Zellen besitzen, geben auch keine „Holz“-reaktion; mit Chlorzinkjod färbt sich dieses Gewebe blauviolett.

Durch Kontrollversuche konnte ich feststellen, daß von einer Kutineinlagerung, wie Osterwalder (66) behauptete, in die Membran keine Rede sein kann. Hierbei wurden die Schnitte zuerst mit Eau de Javelle behandelt; nach dem Auswaschen wurde Sudanglyzerin (60, S. 17) zugefügt. Es trat jedoch nie Rotfärbung ein. Mit Eau de Javelle behandelte Schnitte gaben selbstverständlich ebenfalls keine Reaktion mit oben erwähnten „Holz"reagentien.

Die Angabe von Goldflus (24), nach der die „pseudo-chalaze" der Compositen begierig Safranin absorbiert, würde also mit meinen Reaktionsresultaten übereinstimmen. Goldflus hat aber keinen Schluß aus ihrer Beobachtung gezogen.

Sollen die Nährstoffe durch das Gewebe zwischen der Chalaza und den Antipoden in den Embryosack hineinwandern können, darf dieses Gewebe sicherlich nicht kutinisiert sein. Allerdings sind einige Fälle bekannt, wo die Kutikula von Hydathoden und Nektarien permeabel ist (49, S. 457), der allgemein vertretene Standpunkt ist wohl aber heutzutage doch der, daß kutinisierte Membranen für gewöhnlich undurchlässig seien. Tüpfel kommen übrigens niemals in kutinisierten Membranen vor (30, S. 124).

Meine Resultate widerlegen die von Lötscher (55, S. 29) gemachte Angabe, daß die Postamentzellen reine Cellulosemembranen besitzen sollten.

Ob jetzt das in Frage stehende Gewebe als „verholzt" bezeichnet werden darf, ist schwer zu beurteilen. Czapek (17) sagt z. B. in seiner Biochemie (S. 571): „Vielmehr sind gewiß viele Zellmembranen, welche deutliche Phloroglucinprobe geben, im chemischen Aufbau von den Zellhäuten des Holzkörpers sehr verschieden und dürfen nicht einfach mit letzteren als „verholzt" zusammengeworfen werden."

Für die vorliegende Untersuchung genügt es, wenn wir sagen, die Membranen des Postamentgewebes sind mit irgend welchen aldehydartigen oder anderen Körpern imprägniert, wodurch sie gegen die auflösende Tätigkeit des Embryosackes widerstandsfähig werden.

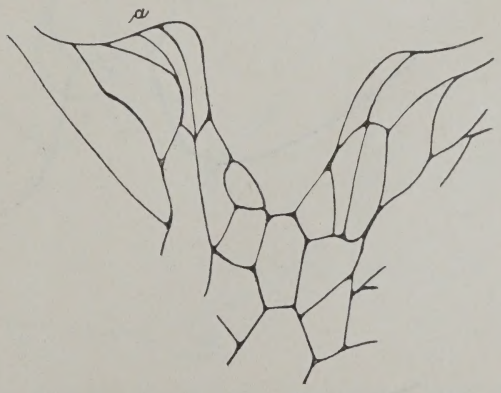


Fig. III. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt des Postaments. Vergr. 600/1.

Das Postament kommt also dadurch zu stande, daß das Nucellusgewebe seitlich von den verholzten Zellen aufgelöst wird (Fig. III). Daß der Embryosack bei dieser Operation einen beträchtlichen Druck ausübt, beweist die abgerundete Form und glatte Oberfläche des Postaments. Diejenigen langgestreckten,

verholzten Zellen, welche dem auflösenden Embryosackplasma am nächsten liegen, werden allmählich umgebogen, wie es Fig. III bei a zeigt.

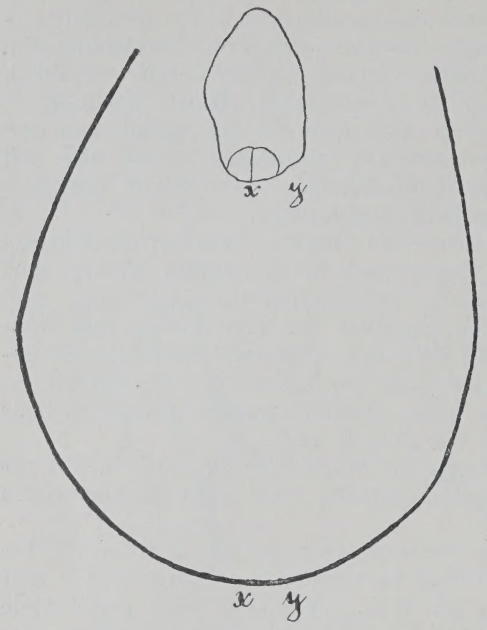


Fig. IV. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt der Samenknospe. Stadium: Vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 175/1.

Sobald Endosperm angelegt worden ist, hört die resorbierende Tätigkeit des Embryosackes auf. In keinem Fall übernimmt das Endosperm, wie Lötscher (55, S. 20) es will, nachher die auflösende Rolle. Wenn der Embryosack sich nach der Anlage des Endosperms erweitert, geschieht dies einfach, wie ich mir vorstelle, durch Expansion des Endosperms. Durch Messungen habe ich aber festgestellt, daß diese Erweiterung, wenn sie überhaupt erfolgt, eine minimale ist.

Noch weniger haltbar ist die Meinung Lötschers (55, S. 20), das Postament entstehe durch aktives Wachstum in den Embryosack hinein. Lötscher ist der Ansicht, daß „das Emporheben des

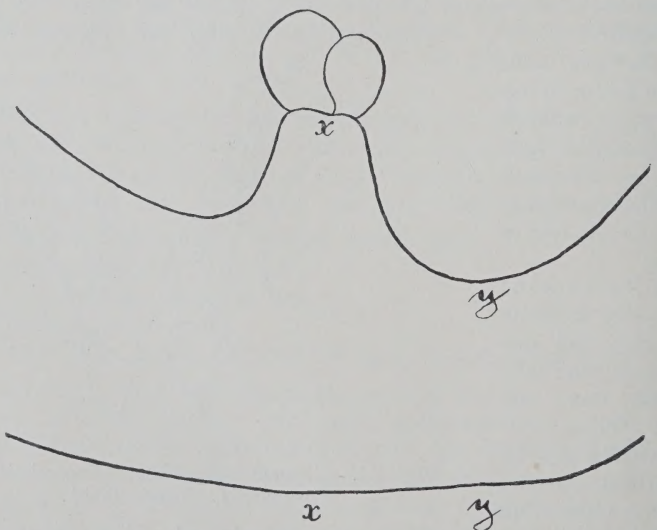


Fig. V. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Eine große Anzahl freier Endospermkerne gebildet. Vergr. 175/1.

Postaments durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht" werde. Wie ich durch Messungen bei verschiedenen Pflanzen konstatiert habe, bleibt der Abstand von dem am höchsten gelegenen Punkte des Postamentgewebes bis zur basalen Oberfläche der Samenknospe immer annähernd derselbe. Die Fig. IV und V von *Ranunculus bulbosus* und Fig. VI und VII von *Anemone Hepatica* veranschaulichen die Richtigkeit dieser Beobachtungen. Der Abstand von x—x bleibt derselbe. Dagegen zeigen die Figuren und die im folgenden angeführten Messungsergebnisse, daß eine bedeutende Abnahme des Gewebes seitlich von den Postamentzellen (y—y) erfolgt.

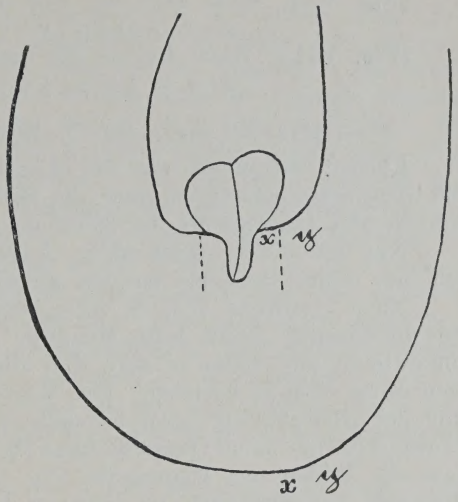


Fig. VI. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 175/1.

Die Abstände x—x und y—y wurden gemessen und waren bei: *Ranunculus bulbosus*

(Fig. IV.) Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne:

x—x = 310 μ; y—y = 320 μ.

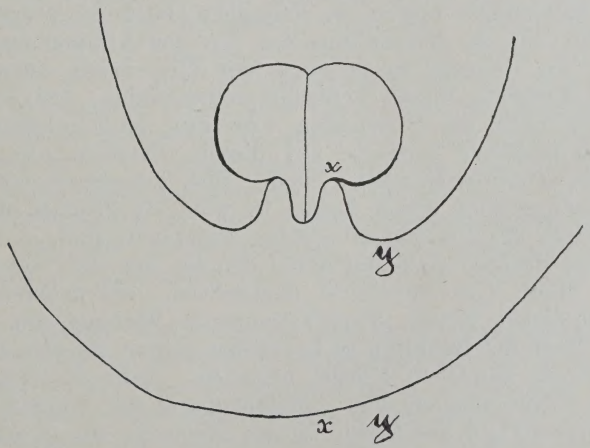


Fig. VII. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium Nur wenige Endospermkerne gebildet. Vergr. 175/1.

(Fig. V.) Nachdem durch Teilung des primären Endospermkerns eine größere Anzahl freier Endospermkerne entstanden waren, betrugen die Dimensionen:

x—x = 300 μ; y—y = 160 μ.

Anemone Hepatica

(Fig. VI.) Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne:

x—x = 185 μ; y—y = 185 μ.

(Fig. VII.) Nach Beginn der Endospermbildung:

x—x = 180 μ; y—y = 125 μ.

3. Mikrochemie der Zellen des Eiapparats.

Ebenso variierend wie die Angaben über die Beschaffenheit der Antipodenmembranen sind die Meinungen bezüglich der Membranen und Inhaltsstoffe der Eizellen.

Nur um diese verschiedene Auffassung zu illustrieren, führe ich hier einige Beispiele aus der einschlägigen Literatur an.

Nach Schacht (73, S. 270) besitzt die „Befruchtungskugel" (= die Eizelle) „keine feste Membran". Mottier drückt sich sehr unbestimmt aus, wenn er sagt, daß alle drei Zellen des Eiapparats sehr zarte Wände besitzen. Die Eizelle von *Casuarina* „hat schon vor der ‚Befruchtung' eine ziemlich dicke Cellulosemembran", wie Goebel (23) in seiner Organographie (S. 802) mitteilt. Warming (96) faßt die Zellen des Eiapparats als „nakte Zellen" auf. Dieselbe Meinung herrscht auch im Bonner Lehrbuch (85, S. 404), wo sie als „drei nackte Zellen" beschrieben werden.

Obschon in den letzten Jahren die Forscher also ein Primordialstadium für die Zellen des Eiapparates als ziemlich sicher gestellt angenommen haben, war es doch von Interesse, da keine genaue Reaktionsangaben sich in der Literatur vorfinden, die Richtigkeit der Ansichten über die chemische Beschaffenheit dieser Zellen zu prüfen.

Die Reaktionen wurden an denselben Gattungen ausgeführt, die als Objekte für die Feststellung der Art der Antipodenmembranen dienten. Als Reagens wurde auch hier Chlorzinkjod verwendet.

Die Resultate dieser Versuche gehen dahin, daß sowohl die Eizelle als auch die Synergiden vor der Befruchtung keine Cellulosemembran besitzen, auf diesem Stadium also, wie die Antipoden, Primordialzellen sind. Eine intensivere Gelbfärbung der Trennungswände dieser Zellen ist wohl ein Zeichen dafür, daß diese Partien der Plasmahaut stärker entwickelt sind.

In der größten Zahl der Fälle konnte ich die Synergidenkappen durch Chlorzinkjod nachweisen. Sie nehmen eine mit der gewöhnlichen Stärke übereinstimmende Färbung, die rein blau ist, an. Nach der Reaktion zu beurteilen sollten sie also aus einem der Amylose ähnlichen Körper bestehen. Schacht (73, S. 270), der auch Reaktionen an dem „Fadenapparat der Keimkörperchen" mit Chlorzinkjod ausführte, ist der Meinung, die streifige Masse bestehe aus „Zellenstoff". Da aber die Cellulose für gewöhnlich eine mehr blauviolette Färbung mit dem betreffenden Reagens gibt, halte ich meine oben ausgesprochene Ansicht für wahrscheinlicher.

Nach der Befruchtung zeigt die zu einem vier- bis mehrzelligen Embryo ausgewachsene Eizelle eine ebenso typische Cellulosereaktion wie die Antipoden desselben Stadiums.

4. Die kutikularisierten Membranen der Samenknospe.

In der Literaturbesprechung habe ich kurz darauf hingewiesen, daß eine Kutikula um den Nucellus und die andern Teile der Samenknospe herum seitens verschiedener Forscher nachgewiesen worden ist. Osterwalder (66) geht auf die Entstehung der Kutikula des Nucellus und des inneren Integumentes bei *Aconitum Napellus* näher ein. Seine Beobachtung scheint mir aber unrichtig. Er schreibt l. c. S. 287: „Um den Nucellus herum macht sich eine gelblich gefärbte Membran bemerkbar. Nur die Stelle oberhalb der Chalaza ist frei von dieser Membran, die, wie die Reaktion mit Schwefelsäure zeigt, kutikularisiert ist. Man kann anfänglich im Zweifel sein über den Ursprung dieser Kutikula, da sie zwischen der inneren Zelllage des inneren Integumentes und der äußeren Nucellusschicht, welche beide Zelllagen dicht aneinander schließen, liegt. Später tritt aber eine zweite Kutikula außerhalb der ersten auf und zwischen den beiden kutinisierten Membranen entstehen Verdickungen." Ikeda äußert sich auch über die Kutikula (46, S. 59). Bei *Tricyrtis* fand Ikeda, daß die Kutikula des inneren Integumentes in dem Mikropylengang fehlte.

Die Samenknospe bildet sich durch einfache Ein- und Ausstülpung einer Stelle des Fruchtblattes. Wie die Reaktion mit Sudanglyzerin (60, S. 17) zeigt, ist die ganze Samenknospe schon lange vor der Ausbildung einer Mikropyle, von einer einheitlichen, sich orangerot färbenden Kutikula überzogen. Diese Tatsache ist übrigens nach meiner Ansicht selbstverständlich. Wäre eine Kutikula nicht vorhanden, würden dann nicht die verschiedenen Nährstoffe aus den Zellen diffundieren? Dies scheint mir gewiß, wenn die Annahme richtig ist, die Kutikula diene den Geweben der Pflanzen als eine Art schützender Membran. Meine Ergebnisse stimmen auch mit den Angaben bei Haberlandt (30, S. 95) überein. Der Verfasser äußert sich bei der Besprechung der einschichtigen Epidermis in folgender Weise über die äußerste Membran derselben: „. . . die Cuticula, welche, aus der äußersten, cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes ununterbrochenes Häutchen die ganze Außenfläche der Epidermis überzieht und niemals fehlt." E. Schmid, welcher nächstens seine im Zürcher Laboratorium ausgeführten Untersuchungen über die Scrophulariaceen (76) veröffentlicht, kommt bezüglich des Vorhandenseins einer Kutikula zu demselben Resultat wie ich.

Auch in älteren Stadien ist an allen Stellen der Samenknospenoberfläche, zu der ich natürlich alle Epidermen der Integumente und des Nucellus rechne, eine Kutinlamelle leicht nachweisbar.

Eine Unterbrechung der Kutikula in der Mikropyle konnte ich bei den Vertretern der untersuchten Familien nicht nachweisen.

5. Inhaltsstoffe der Samenknospen.

Nach der 1890 erschienenen Arbeit von Westermaier (97, S. 9), in der er nur in einem Fall, bei *Helleborus*, Stärke in den Antipoden nachweisen konnte, finden wir mehrere Angaben in der Literatur über stärkehaltige Antipoden. Das Auftreten der Stärke

in den *Helleborus*-Antipoden erklärt aber Westermaier aus der „stoßweise und weniger regelmäßig erfolgenden Entwicklung“ der Samenknospen. In der zitierten Arbeit bespricht Westermaier auch die Verteilung der Stärke innerhalb der übrigen Samenknospe. Die in dem letzten Jahrzehnt veröffentlichte Literatur behandelt gewöhnlich die Verteilung der verschiedenen Inhaltsstoffe in der Samenknospe, um daraus Schlüsse für die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden zu ziehen. Osterwalder konnte keine Stärke in den Antipoden nachweisen (66), dagegen hat Ikeda (46), welcher Forscher den mikrochemischen Reaktionen der Samenknospen ein besonderes Kapitel widmet, Dextrin in Form von mit Jodreagenz rötlich sich färbenden Körnern in den Antipoden und in der Eizelle von *Tricyrtis* beobachtet. Bei derselben Pflanze wies der Verfasser lösliche Kohlenhydrate in „the conducting passage“ nach; er ist aber nicht ganz sicher, daß Zucker zugegen war, denn er sagt S. 65: „the conducting passage is always free from starch and seems to contain soluble carbohydrates“; weiter hat Ikeda Eiweißkörner in „the conducting passage“ gefunden. Lötscher (55), der die letzten Versuche in diese Richtung ausführte, hat bläulich sich färbende Stärke in der Zuleitungsbahn unter den Antipoden nachgewiesen, dagegen niemals im Postament. Im Embryosack und in den Antipoden konnte er nie welche vorfinden. Als ausschließlichen Inhalt der Antipoden gibt der Verfasser Eiweißstoffe an und zwar stützt er diese Angabe auf die tiefgelbe Färbung, die das Plasma mit Jodjodkalium zeigt.

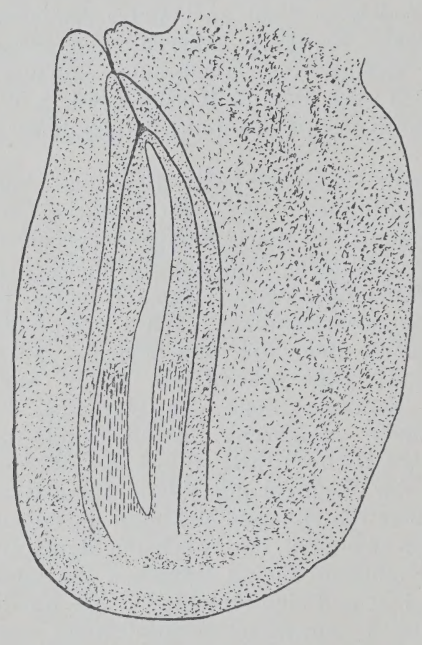


Fig. VIII. *Paeonia tenuifolia.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chlorzinkjod. = Stärke. = Amylodextrin. Vergr. 70/1.

Bezüglich meiner eigenen Untersuchungen kann ich mich kurz fassen. Zum Nachweis der Stärke, beziehungsweise der stärkeähnlichen Stoffe diente Chlorzinkjod oder Chloraljod (60, S. 15).

Die Fig. VIII—XI veranschaulichen die Verteilungen der Stärke und der stärkeähnlichen Körper in den den Embryosack umgebenden Geweben. Aus ihnen ersehen wir, daß gewöhnliche, rein blau sich färbende Stärke in allen Teilen der Samenknospe vorkommt,

mit Ausnahme des die Basis des Embryosackes umgebenden Gewebes und der Zuleitungsbahn unter den Antipoden, welche bei der Jodreaktion immer rötliche Körner aufweist.

Die Zellen der Umgebung der Leitbündelendigung zeigen sich meistens frei von Kohlenhydraten in fester Form. Wenn stärkeähnliche Stoffe in den Antipoden oder im Embryosackplasma gefunden wurden, färbten die Körner sich immer rötlich mit den angegebenen Reagentien.

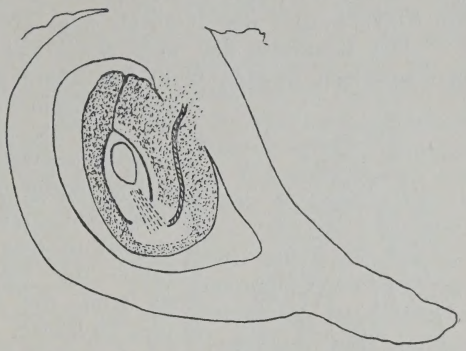


Fig. IX. *Ranunculus alpestris.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Bei den meisten von mir darauf geprüften Gattungen habe ich rötlich sich färbende, kleinere oder größere Körner in den Antipoden gefunden. Hie und da, z. B. bei den jüngsten Stadien von *Aquilegia* waren die Körner oft ebenso groß wie die Kerne, also etwa 5 μ Durchmesser. Bei *Paeonia, Helleborus, Eranthis, Thalictrum, Epimedium* und anderen Gattungen erhielt ich eine rötliche Färbung der im Plasma des Embryosackes vorhandenen, oft relativ großen Körner.

Was die chemische Beschaffenheit dieser Körner, die sich mit Jodreagentien schwach bräunlich rot färben, betrifft, kann ich Ikedas Meinung hierüber nicht beistimmen. Ikeda hält diese rötliche Stärke für Dextrin. Wäre Dextrin im Zellplasma vorhanden, so würde es wahrscheinlich in gelöster Form vorkommen. In jedem Fall würde das Dextrin, meines Erachtens, in Präparaten, die mit mehreren Waschflüssigkeiten, unter diesen Wasser, behandelt worden sind, nicht mehr nachweisbar sein. Nach meiner Ansicht haben wir es hier mit einer dem Amylodextrin nahestehenden Form der Stärke zu tun.

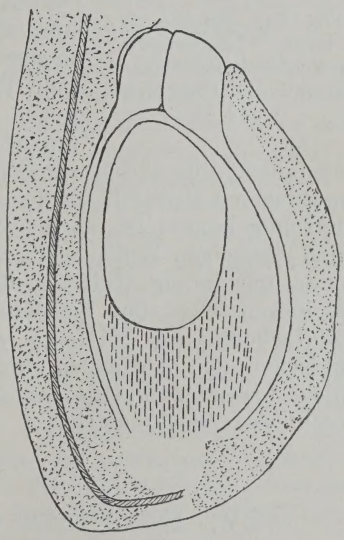


Fig. X. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Wie die Fig. VIII bis XI zeigen, tritt dieses Amylodextrin, wie wir die Stärke nennen wollen, im Nucellus nicht nur gerade unter den Antipoden, sondern auch an den Seiten des Embryosackes auf. Die ins Braune gehende rötliche Färbung der Amylodextrin-

körner rührt von dem Plasma her, das sich gelbbraun färbt. In Präparaten, die mit Eau de Javelle behandelt waren, zeigten die Körner eine rötliche ins Blaue gehende Färbung ungefähr wie wir sie bei dem Klebreis finden. Nach Vogl (93) bestehen auch die Stärkekörner des Klebreis zum größten Teil aus Amylodextrin.

Die Resultate der Versuche Zuckerarten und Eiweißstoffe nachzuweisen wurden nicht besonders gut. Ich versuchte zwar das Vorhandensein von Zuckerarten mit der von Lidforss (53) empfohlenen Kupferacetatlösung festzustellen — Fehlings Lösung gab vollständig untaugliche Resultate —, ich glaube aber, daß die Zuckermengen, welche eventuell in den Antipoden oder im übrigen Gewebe der Samenknospe vorkommen, zu klein sind, um zu sicheren Ergebnissen gelangen zu lassen. Die Zuckerlösung diffundiert rascher aus den Zellen in die umgebende Kupferlösung als umgekehrt. Die Fixierung des Zuckers in denjenigen Zellen, wo er vorhanden ist, erfolgt also zu langsam. Man bekommt dann Niederschläge von Kupferoxydul in Zellen, wo ursprünglich kein Zucker zugegen war.

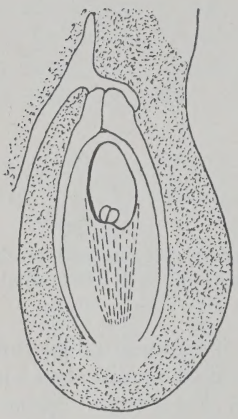


Fig. XI. *Nigella arvensis*. Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Nicht viel besser fielen die Versuche aus, die ich ausführte, um die Eiweißstoffe nachzuweisen. Die Antipoden geben immer eine kräftige Rotfärbung mit Millons Reagens. Aus den Reaktionen, welche die anderen Zellen der Samenknospen zeigen, kann man nicht gut wichtigere Schlüsse ziehen. Höchstens können Vermutungen aufgestellt werden. Einen erheblichen Unterschied in der Färbung konnte ich auch selten beobachten. Im allgemeinen färben sich diejenigen Zellen stärker mit dem Eiweißreagens, welche keine oder nur wenig Stärke enthalten. Die Chalazagegend und die Epidermiszellen des Nucellus zeigen für gewöhnlich die kräftigste Rotfärbung mit Millons Reagens. Die langgestreckten Zellen zwischen den Antipoden und der Chalaza bei *Nigella* färbten sich nicht besonders kräftig mit Millons Reagens, dagegen zeigten sie recht viel Amylodextrin.

IV. Resultate der Untersuchungen.

Im ersten Teil dieser Arbeit werden S. 44—64 diejenigen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten kurz besprochen, welche die Antipoden als in irgend welcher Weise mit der Ernährung des Embryos in Beziehung stehende Organe betrachten. Aus dieser Zusammenfassung geht hervor, daß den Antipoden verschiedene Funktionen zugeschrieben werden. Westermaier bezeichnet die Antipoden als „einen anatomisch-physiologischen Apparat“, dessen Funktion

er aber nicht näher präzisiert (97, S. 26). Osterwalder (66) teilt den Antipoden direkt eine ernährungsphysiologische Funktion zu; „ein Teil der Nährflüssigkeit wird durch die Antipoden aufgenommen und von diesen dem Inhalt des Embryosackes verändert oder unverändert abgegeben". Noch bestimmter drückt sich Goldflus (24) in ihrer Compositenarbeit aus, wenn sie die Antipoden als Zellen, welche „un rôle d'absorption" haben und sie an anderem Orte als „cellules digestives" (S. 5) beschreibt. Goebel (23) ist der erste, welcher die Antipoden als enzymausscheidende Organe betrachtet. Sie haben dieselbe Rolle wie die Tapetenschicht. „Sie sondern Enzyme aus, die das Nucellusgewebe auflösen, und sind auch bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt" (S. 805). Von ähnlichen Gesichtspunkten ausgehend, stellen schließlich Ikeda (46) und Lötscher (55) noch weitgehendere Hypothesen auf. Die Antipoden sind nach den Ansichten dieser Forscher speziell für die Ernährung des Embryos eingerichtete Organe, welche teils das Nucellusgewebe auflösen und resorbieren, teils den Hauptteil der in den Embryosack eintretenden Nährstoffe aufnehmen, verarbeiten und weiter transportieren.

Zwingende Gründe für die Annahme der ernährungsphysiologischen Funktion sind aber noch nicht erbracht worden; die genaue Untersuchung der Antipoden bei denjenigen Familien, für welche diese Funktion zuerst angenommen worden ist, führt mich sogar zur Überzeugung, daß die bedeutende Größe und besondere Gestaltung der Antipoden auch anders erklärt werden kann.

Das Leitbündel, welches den Funiculus der Samenknospe durchzieht, endigt bekanntlich meistens in der Chalaza. Die Nährstoffe müssen also von hier aus, um in den Embryosack zu gelangen, durch den basalen Teil des Nucellus passieren; ein anderer Weg der Nährstoffzufuhr ist wegen der Kutikularisierung der Nucellusaußenwand nicht möglich. Aus dem ersten Teil dieser Arbeit geht hervor, daß sich in vielen Fällen ein speziell für die Leitung geeignetes Gewebe zwischen den Antipoden und der Chalaza ausbildet. Daß die Leitungskapazität dieses Gewebes größer ist als eines aus isodiametrischen Zellen bestehenden, ist klar. Die mikrochemischen Reaktionen, wodurch immer unter den Antipoden größere Mengen Amylodextrin nachgewiesen werden, beweisen auch, daß das Nährmaterial für den Embryosack den kürzesten Weg wählt. Derselbe geht also direkt auf die Basis des Embryosackes zu. Die hier vorhandenen Antipoden liegen also an einer mit Nährstoffen reichlich versehenen Stelle; sie nehmen die Nährstoffe auf, wachsen und werden plasmareich, was aus der Reaktion mit Millons Reagens und der im allgemeinen kräftigeren Färbung mit Magdalarot hervorgeht. Die Reaktionen (Fig. VIII—XI) zeigen ferner, daß ein Teil der Nährstoffe in den seitlich vom Embryosack liegenden Nucellus hineinwandert. Beispiele für nährstoffreiche Nucellusgewebe geben ja übrigens die Familien *Zingiberaceae*, *Cannaceae*, *Piperaceae* und viele andere, deren Samen Perisperm besitzen.

Auch der oft sehr große Gehalt der Antipoden und des Embryosackes an Amylodextrin beweist, daß ein Stoffverkehr durch die Antipoden stattfindet. Das Amylodextrin der Antipoden ist denselben durch den Gewebestrang unter ihnen zugeführt worden. Dagegen müssen verschiedene Eingangspforten für das im Embryosack befindliche Amylodextrin angenommen werden; die eine derselben sind die Antipoden, die zweite bilden die seitlich vom Embryosack gelegenen Nucelluszellen. Durch das reichlich in den Antipoden vorhandene Amylodextrin steht ihnen Material zur Vergrößerung ihres Volumens und zur Vermehrung der Plasmamenge zur Verfügung. Die Anlage einer Cellulosewand um die Antipoden ist auch von der Anwesenheit von Kohlenhydraten abhängig, da die Cellulose wohl bei der Membranbildung nicht aus dem Plasma, sondern aus Kohlenhydraten direkt gebildet wird.

Nicht nur hieraus, auch aus anderem geht hervor, daß die Antipoden eine für ihre Ernährung außerordentlich günstige Lage im Embryosack besitzen. Die in allen von mir untersuchten Gattungen allmählich erfolgende Größenzunahme der Kerne spricht eine noch deutlichere Sprache. Der Chromatingehalt steigert sich immerfort während der Entwicklungsperiode der Samenknospe. In den Fällen, wo ungewöhnlich große Mengen Nährstoffe den Antipoden zugeleitet werden, Plasma also in ihnen reichlich vorhanden ist, treten sogar mitotische Teilungen der Kerne auf. Die Zahl der Kerne steigt auf zwei bis vier, z. B. bei *Caltha*, *Eranthis*, *Anemone*, *Clematis* u. a. Bei einzelnen der angeführten Gattungen (z. B. *Anemone*, *Clematis*) kommt es aber auch vor, daß die Antipoden im Einkernstadium bleiben; in diesem Falle nehmen die Kerne einfach an Volumen zu. Die mitotischen Teilungen der Antipodenkerne erfolgen immer in den jüngeren Entwicklungsstadien der Antipoden, zu welcher Zeit sie am plasmareichsten sind, ein Beweis dafür, daß eine innige Beziehung zwischen der Plasmamenge einer Zelle und der Vermehrung der Kerne besteht. Olivier (64, S. 104) kommt auch in seinen experimentellen Studien über die Vermehrung der Kerne zu nachstehenden Schlußfolgerungen: „dans l'état naturel comme dans les circonstances pathologiques l'augmentation du nombre des noyaux est liée à l'accroissement de la masse du protoplasme". In späteren Stadien wird das Antipodenplasma vacuolig, nimmt an Menge ab. Diese der Größenzunahme der Kerne parallel gehende Abnahme des Plasmagehalts der Zellen läßt vermuten, daß auch in Bezug auf Kerngröße zwischen Kernen und Plasma eine Wechselbeziehung besteht. Das Plasma wird einfach für die Synthese der Kernsubstanzen verbraucht. Meine Beobachtungen bei *Actaea* (siehe Fig. 40—42!) stützen die Richtigkeit dieser Behauptung. Die unterste der in einer Reihe gelegenen Antipoden von *Actaea Cimicifuga* ist immer am plasmareichsten, besitzt aber gleichzeitig den kleinsten Kern. Die oberste blasenförmige Zelle dagegen, deren Plasma sehr vacuolenreich ist, enthält den größten Kern.

Anemone ist die einzige Gattung, wo ich an mitotische Teilungen erinnernde Kernteilungen in älteren Stadien beobachtet habe. Die

Kernvermehrung, die abnorm verläuft, ist wohl auf eine Veränderung der Eigenschaften der Kerne zurückzuführen, welche eine normale Karyokinese unmöglich macht. Die in denselben Embryosäcken stattfindenden Fragmentationsteilungen der Kerne sprechen auch dafür, daß die Antipoden trotz ihrer bedeutenden Größe als degenerierende Zellen aufzufassen sind.

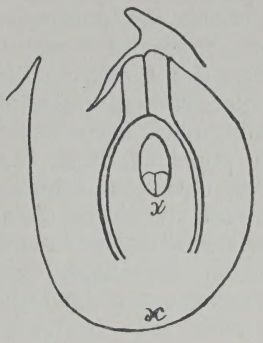


Fig. XII. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Der primäre Endosperm eben gebildet worden. Vergr. 175/1.

In der ersten Entwickelungsperiode vergrößert sich der Embryosack hauptsächlich durch Wachstum des oberhalb der Antipoden gelegenen Nucellusgewebes. Nachher fängt die eigentliche auflösende Tätigkeit des Embryosackes an. Der Nucellus wird bei denjenigen Pflanzen, welche ein Postamentgewebe ausbilden, seitlich von den Antipoden aufgelöst; die gelösten Abbauprodukte werden wahrscheinlich zu neuer Synthese verbraucht. Die Antipoden bleiben in diesem Falle sehr resistent. In anderen Fällen, wo der Nucellus überall von derselben Beschaffenheit ist, die Zellen mit Cellulosemembranen versehen sind, fangen die Antipoden schon zu Beginn der Auflösung des Nucellusgewebes an zu degenerieren. Sie fallen zusammen und werden vor, gleichzeitig mit oder kurz nach der Bildung eines Endosperms aufgelöst. Bevor die Antipoden dieses Schicksal erfahren, zeigt sich unter ihnen keine Andeutung von einer Resorption des Nucellusgewebes, wie die Fig. XII und XIII von *Isopyrum* zeigen.

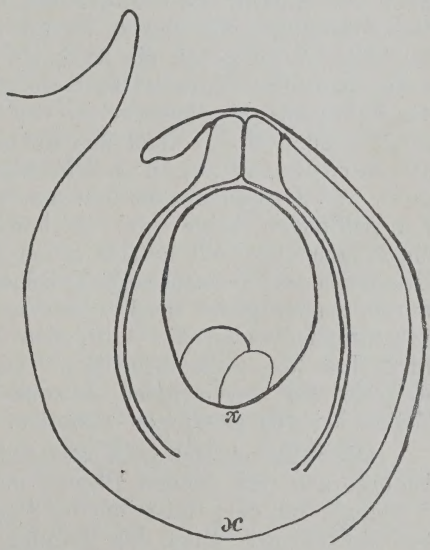


Fig. XIII. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Eine größere Anzahl freier Endospermkerne vorhanden. Vergr. 175/1.

Der Abstand von der Embryosackbasis x bis zur Oberfläche der Samenknospe x bleibt, solange die Antipoden bestehen, derselbe = 100 μ. Ikeda schreibt über die Antipoden von *Tricyrtis hirta* und ihre auflösende Tätigkeit folgendes (46, S. 48): „the prolongation of the antipodal cells downwards begins very early, until they attain their maximum length at the time of fertilization or a little later.“ Nach seinen Zeichnungen zu beurteilen, ist aber von

einer solchen Verlängerung der Antipoden „downwards“ nichts zu bemerken. Der Abstand von der Embryosackbasis zur Oberfläche der Samenknospe bleibt während der Entwicklungsperiode gleich. Oberhalb der Antipoden dagegen verlängert sich der Embryosack von *Tricyrtis* sehr viel. Eine Auflösung des Nucellusgewebes an der Basis des Embryosackes erfolgt bei *Tricyrtis hirta* erst, wenn die Antipoden zugrunde gegangen sind und freie Endospermkerne im Embryosackplasma auftreten. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, daß die *Tricyrtis*-Antipoden ebensowenig wie die Antipoden von *Aconitum*, usw., welche am Vordringen gegen die Chalaza hin durch die verholzten Zellen verhindert sind, eine enzymausscheidende auflösende Funktion besitzen. Ich habe besonders bei den Gattungen, die kein verholztes Nucellusgewebe aufweisen, Messungen wie die oben angeführten gemacht, eine Auflösung dieses Gewebes habe ich aber niemals vor dem Zugrundegehen der Antipoden beobachtet. Solche Gattungen sind *Paeonia, Helleborus, Eranthis* u. a.

Lötscher teilt die Antipoden in drei nach der Funktion[1]) verschiedene Typen ein (55). Der erste Typus, zu dem die Orchideen, Cruciferen, Geraniaceen, Primulaceen, Linaceen, Papilionaceen, Polemoniaceen und Scrophulariaceen gerechnet werden, zeichnet sich dadurch aus, daß die Antipoden „nackte Protoplasten“ oder „lose Zellen“ darstellen. Diese Zellen besitzen nach der Ansicht Lötschers die Fähigkeit „die Auflösung oder Resorption“ des Nucellus zu bewerkstelligen. Bei den Geraniaceen und Linaceen gehen die Antipoden nach Billings (5) sehr frühzeitig zugrunde. Dies ist auch der Fall mit den betreffenden Zellen der Scrophulariaceen, welche von Balicka-Iwanowska (3) untersucht worden sind. Nach den Beobachtungen Schmids (76) ist bei den Scrophulariaceen, welche ähnliche Antipoden wie die Linaceen und Geraniaceen besitzen, von einer auflösenden Tätigkeit der Antipoden keine Spur zu bemerken. Schmid, welcher auch Messungen angestellt hat, fand den Abstand der Antipodenbasis zur Oberfläche der Samenknospen, solange die Antipoden noch zugegen waren, immer gleich groß. Erst nach der Bilduug eines Chalazahaustoriums, wobei die Antipoden zerdrückt und aufgelöst werden, wird Nucellusgewebe resorbiert. Die Tatsache, daß die Antipoden so frühzeitig verschwinden, beweist die Bedeutungslosigkeit dieser Zellen bei den genannten Familien.

Die Fähigkeit, sich auf Kosten des Nucellus zu vergrößern, fehlt dem Embryosack resp. seinem Plasma niemals. Warum sollte ihm dieses Vermögen mit dem Entstehen der Antipoden für eine kurze Zeitspanne verloren gehen? Nach der Meinung Lötschers besorgt die Makrospore selbst in ihrer jüngsten Entwicklungsperiode die Auflösung des Nucellusgewebes. Sobald aber die Antipoden entstanden sind, würden

---

[1]) In seinem Referat der Lötscher'schen Arbeit (Bot. Ztg. Nr. 14/15 Jahrgang 63. 1905) sagt E. Hanig: „Das Bestreben, jede Antipodenart in irgend einen physiologischen Typus unterzubringen, hält Referent für nicht berechtigt“.

diese die auflösende Tätigkeit übernehmen, später aber dem Embryosack wieder selbst zufallen. Ein solche hypothetische Annahme scheint mir vollständig unbegründet. Wenn die Antipoden Enzyme sezernieren, um Nucelluszellen aufzulösen, warum bleibt dann das Postament bei den Papaveraceen, das doch zum größten Teil aus leicht auflösbaren Zellen besteht, unberührt? Die seitliche Erweiterung des Embryosackes bei *Nigella* geschieht auch sicher durch Auflösung seitens des Embryosackplasmas.

Sowohl Ikeda wie Lötscher gehen von dem Standpunkte aus, daß die Antipoden die von ihnen resorbierte Nahrung verarbeiten und zwar, wie Ikeda (46, S. 55) sagt, „into a proper form" für den Embryosack. Bei dieser Funktion spielen wieder die Enzyme die wichtigste Rolle. Daß jeder Zelle einer Pflanze ein gewisser Gehalt an Enzymen zukommt, ist wohl nach dem heutigen Standpunkte der Forschung (vgl. 38!) nicht zu bezweifeln. Daß aber die Antipoden in dieser Hinsicht speziell wohl ausgerüstet sein sollten, ist bis jetzt noch keineswegs nachgewiesen worden.

Ebensowenig begründet ist die Annahme von Ikeda (46, S. 50), daß eine Gruppe in der Chalazagegend gelegener Zellen Herd der Diastasebildung, resp. für die Verzuckerung der zugeleiteten Stärke sei. Für die Richtigkeit dieser Annahme soll, nach Ikeda, der Zuckergehalt der „conducting passage" sprechen (S. 65). Das reichliche Vorkommen von Amylodextrin und eventuell von Zuckerarten unter der Basis des Embryosackes sprechen aber, nach meiner Meinung für einen in dieser Gegend sicher sehr lebhaften Stoffwechsel. Die Nährstoffe werden hier rascher abgeleitet als an anderen Orten in der Samenknospe; sie befinden sich daher in einem mehr labilen Zustand. Wenn der Zuckergehalt in den Zellen auf ein Maximum gesteigert wird, „krystallisiert" ein Teil des Zuckers als wieder leicht lösliches Amylodextrin oder als eine ähnliche Verbindung aus. An anderen Stellen der Samenknospe, wo der Stoffverkehr nicht so lebhaft ist, tritt dagegen gewöhnliche Stärke auf.

In den letzten Jahren sind die Kerne der Antipoden wegen ihrer im allgemeinen enormen Volumenzunahme, ihres Chromatinreichtums und der Orientierung des Chromatins wegen, vielfach mit den Kernen secernierender Drüsen bei Pflanzen und Tieren verglichen worden. Osterwalder (66) verglich z. B. die Antipoden von *Aconitum* mit den Speicheldrüsenzellen von *Chironomus*, weil „die Kernfäden der ersteren denjenigen aus den Drüsenzellen von *Chironomus* in ihrer Dicke auffallend ähnlich" seien. Auch das Verhalten der Kerne in den secernierenden Zellen der von Schniewind-Thies (77) untersuchten Septalnektarien zeigt nach Osterwalder Übereinstimmungen mit demjenigen der Antipodenkerne von *Aconitum*. Der Ansicht Osterwalders stimmt Rosenberg (71) bei, indem er sich über die Antipoden von *Zostera* folgendermaßen (S. 10) äußert: „Ohne Zweifel beweist auch hier die Anordnung des Chromatins nicht minder die Nahrungstätigkeit des Kerns, wie solche schon für andere Nahrungszellen beschrieben wurde, z. B. für die Antipodenkerne in *Aconitum* (Osterwalder)." Ikeda verlegt das Hauptgewicht auf die Struktur der Kerne als Beleg für

die verarbeitende Funktion der Antipoden; zum Vergleich zieht er ebenfalls die Kerne der Sekretionszellen in den Septalnektarien bei. Ihre Gestaltung ist ihm ein Beweis dafür, daß sie bei der Materialaufnahme zur Bereitung des Nektars sehr aktiv sind. Ikeda konstatiert, daß seine Resultate mit den Ansichten Osterwalders übereinstimmen. Nachdem er noch die Chromatinanhäufung in den Tentakelzellen von *Drosera* und den Verdauungszellen der endophyten *Mycorrhiza* bei verschiedenen Orchidaceen (57) besprochen hat, kommt er zum Schluß (S. 49): „that the chromatin-aggregation in the nuclei of antipodals of Tricyrtis is also the expression of their metabolic activity — that therefore these organs play a most essential rôle in the nutrition of the embryosac — that they are indeed the metabolic centre for the absorption, elaboration and transportation of nutritive materials of the latter.“ Lötscher (55) stellt in seiner Arbeit dieselben Vergleiche wie die eben erwähnten Autoren an und will damit die große Bedeutung der Antipoden in ernährungsphysiologischer Hinsicht erwiesen sehen.

Wie ich im folgenden auseinander setzen möchte, sind die angeführten Vergleiche bis jetzt nicht eingehend genug vorgenommen worden, da sie sonst zu einem andern Resultat geführt hätten. Außer durch Chromatinanhäufung zeichnen sich die Antipodenkerne ferner durch ihr starkes Wachstum und die auffallende Vergrößerung ihrer Nucleolen aus.

Um leichter beurteilen zu können, wie sich die Verhältnisse bei den sezernierenden Zellen des Pflanzen- und Tierreiches im Vergleich zu denen der Antipoden stellen, bringe ich hier eine kurze Besprechung der Literatur der ersteren, nebst einer Erörterung einiger hypertrophierte Zellen behandelnder Werke in rein historischer Folge.

In seiner Arbeit über die Hypertrophie und Vermehrung der Kerne in pflanzlichen, hypertrophierten Zellen, bespricht Prillieux (68, S. 148) seine Beobachtungen, nach denen die Kerne in den fraglichen Zellen sehr reich an Nucleolen und sehr groß sind. Die Kernvermehrung in gesunden und pathologisch großen Zellen ist nach Olivier (64, S. 104) der reichlichen Zunahme an Plasma zuzuschreiben. Auf dem Gebiete der Arbeiten über sezernierende Drüsen sind die Untersuchungen von Hermann (36) zu erwähnen. Bei dem Studium der schleimsezernierenden Mundepithelzellen der Salamanderlarve machte der Verfasser (S. 60) folgende Beobachtung: „Die derben Chromatinbrocken, die den Kernen der sekretgefüllten Zellen charakterisieren, werden nach der Ausstoßung des Sekrets wieder aufgelöst und gleichsam verdaut. An ihrer Stelle tritt ein feines, zierliches Chromatinnetz, das je nach dem Stadium der Sekretausstoßung noch eine geringe Menge kleiner Chromatinkörner beherbergt, bis dieselben in der vollkommen sekretleeren Zelle ganz verschwunden sind.“ Ähnliche Erscheinungen zeigen nach den Beobachtungen Hermanns (36, S. 61) die Kerne bei den serösen Zellen der Maxillardrüse des Kaninchens. In den Eizellen von *Dytiscus marginalis* fand Korschelt (50, S. 92), daß die Kerne abwechselnd

an Umfang zu- und abnahmen; hieraus schließt er, daß eine Aufnahme und Abgabe von Substanz durch die Kerne stattfindet. Bei den keimenden Samen von *Ricinus* und *Pinus Larix* hat Zacharias (99, S. 228) eine Größenzunahme der Zellkerne im Endosperm um das dreifache konstatiert. Auch die Nucleolen der Endospermkerne nehmen an Volumen zu. Bezüglich der oft genannten Untersuchungen über die Septalnektarien von Schniewind-Thies (77) macht die Verfasserin auf den Reichtum der Nektarienzellen an Cytoplasma und die Größe ihrer Kerne aufmerksam. Sie glaubt, daß die bisweilen auffallende Größe der Zellkerne vielleicht in Beziehung zu der Tätigkeit der betreffenden Zellen stehe. Das Sekretionsgewebe der Septalnektarien enthält nachweisbar Ferment. Sowohl Huie (44 und 45) wie auch Rosenberg (70) beobachteten das Verhalten der Kerne und die Anordnung des Chromatins in den Verdauungstentakeln von *Drosera*. Beide Forscher konstatierten die abnehmende Größe der Kerne, aber eine Zunahme des Chromatins in den in Tätigkeit befindlichen Tentakeln. Über das Verhalten der Kerne in ruhenden Tentakeln sagt Rosenberg (70, S. 47): „Das Chromatin ist nur spärlich in Form winzig kleiner Kügelchen im Liniengerüst vorhanden, die immer peripherisch der Kernmembran anliegen.“ Die Tentakeln der mit Fleisch gefütterten Blätter, welche in direkter Berührung mit dem Versuchsmaterial sind, zeigen Kerne reich an Chromatin (S. 53); diese sind aber wie die Nucleolen derselben kleiner geworden. Bei den Fütterungsversuchen mit Fleisch kommt Rosenberg schließlich zu folgenden Resultaten (S. 74): „Wenn die Substanz absorbiert worden ist, tritt ein Rückgang zu den ursprünglichen Verhältnissen ein, wobei der Nucleolus größer wird und das Chromatin allmählich an Masse abnimmt.“ „Die Größe des Kerns wird mit dem steigenden Chromatingehalt immer geringer und wenn später derselbe abnimmt, nimmt der Kern an Größe zu.“

Ungefähr ähnlich den großen Antipodenkernen der von mir untersuchten Papaveraceen verhalten sich hier und da die Kerne der Orchidaceen-*Mycorrhiza*, welche von Magnus (57) eingehend untersucht worden ist. Das reichlich vorkommende Chromatin zeigt hier dieselbe sternförmige Anordnung wie in den Antipodenkernen von *Hypecoum*, *Glaucium* u. a. Gattungen. Magnus hält es aber für fraglich, „ob die Kerne nur quasi passiv ernährt werden“ (S. 252) oder ob die Hyperchromatie als Ausdruck für die Aktivität derselben angesehen werden soll.

Schließlich möchte ich noch einiges aus dem von Küster (51, S. 67) in seiner „Pathologischen Pflanzenanatomie“ behandelten Kapitel über Hypertrophien erwähnen, da dasselbe, nach meiner Ansicht, sehr vieles von Wert für die Beurteilung unseres Gegenstandes, der Antipoden, bietet. Der Verfasser teilt die im Pflanzenreich vorkommenden Hypertrophien in zwei Gruppen ein. Die erste umfaßt die kataplastischen Zellhypertrophien, bei welchen eine regressive Veränderung des Zellencharakters eintritt, d. h. Plasma wird verbraucht, die Inhaltskörper degenerieren oder werden gelöst. Die prosoplastischen Hypertrophien dagegen umfassen Zellen, deren Charakter progressive Veränderungen zeigt. Diese Zellen speichern

Eiweiß, Stärke u. a. in sich auf. Bei ihnen ist das abnormale Wachstum, wenn nicht durch Überernährung bedingt, so doch vielfach von einer reichlichen Nährstoffzufuhr augenscheinlich begleitet. In ihnen läßt sich oft eine Anreicherung an Plasma und Vermehrung der Kerne nachweisen. Zu diesen Hypertrophien zählen die vielkernigen Riesenzellen, Zellen also, deren Volumenzunahme mit einer reichlichen Vermehrung des Plasmagehalts verbunden ist. Küster fügt endlich den Zeilen über die Riesenzellen folgendes zu: „Vermehrung der Kernsubstanz und Teilung der Kerne auf einen der beiden bekannten Wege werden zweifellos auf diejenigen Hypertrophien beschränkt bleiben, dessen Protoplasma sich reichlich vermehrt." Wenn ich jetzt die Antipoden mit den erwähnten Drüsenzellen und Hypertrophien vergleiche, muß ich zu dem Schluß kommen, daß die Antipodenzellen den Hypertrophien am nächsten stehen, ja zu diesen Zellbildungen zählen. Die Gründe für diese Behauptung ergeben sich aus folgender Diskussion.

Was dann zuerst den Vergleich der Antipoden mit den Drüsenzellen der Septalnektarien betrifft, hinkt dieser recht beträchtlich, da die Kerne der letzteren (77, S. 50—70) sich im Laufe der Entwicklung und der Tätigkeit der Drüsen ganz anders verhalten, als wir von unseren Antipodenkernen kennen gelernt haben. Wenn die Sekretion der Nektariendrüsen ihren Höhepunkt erreicht, sind die Kerne von bedeutender Größe. Gegen Ende derselben zeigen dagegen die Zellen keine oder ganz kleine Kerne, deren Nucleolen an Größe und Anzahl abgenommen haben. Hier und da fand Schniewind-Thies sogar nur einen Nucleolus als Rest des früheren Kerns. Ein Blick auf den von mir besprochenen Entwicklungsgang der Antipoden und ihrer Kerne genügt, um sich von der Unhaltbarkeit der Vergleichung von Antipoden mit Drüsenzellen zu überzeugen.

Die von Korschelt für die Eizellen von *Dytiscus* (50), von Hermann bei sezernierenden Drüsen von Salamander und Kaninchen (36) und schließlich die bei den Drüsenzellen von *Drosera* von Rosenberg (70) und Huie (44 u. 45) beobachteten, mit dem Verlauf der Sekretion verbundenen Veränderungen der Kerne treten, wie aus dem Überblick der Morphologie der Antipoden speziell hervorgeht, niemals bei den Antipoden auf. Die Antipodenkerne zeigen in keinem einzigen Fall während ihrer Entwicklung regressive Veränderungen. Ihr Chromatingehalt vermehrt sich immer mehr, aber unter gleichzeitiger Zunahme des Kernvolumens. Die Kernkörperchen der Antipodenkerne zeigen auch ein ganz anderes Verhalten als bei den sezernierenden Drüsenzellen. Je mehr die Kerne an Größe zunehmen, desto gewaltigere Formen bekommen ihre Nucleolen.

Hiermit habe ich meines Erachtens zur Genüge gezeigt, wie unwahrscheinlich die Hypothesen von irgend welcher ernährungsphysiologischen Funktion der Antipoden sind.[1]) Ich will aber hier

[1]) E. Hanig neigt auch scheinbar zu dieser Ansicht. In seinem, nach dem Abschluß dieser Arbeit, veröffentlichten Referat der Lötscher'schen

betonen, daß wir die Hypothesen erst dann als widerlegt ansehen dürfen, wenn sie sich auch bei mit Erfolg gemachten physiologischen Versuchen unhaltbar zeigen.

Sehen wir jetzt zu, wie eine Vergleichung der Antipoden mit den hypertrophierten Zellbildungen ausfällt!

Als hypertrophiert dürfen wir sicher die von Zacharias (99) bei den keimenden Samen von *Ricinus* und *Pinus* beobachtete Kernvergrößerung bezeichnen. Die Kerne des ruhenden Endosperms sind noch erhalten und sobald die Keimung anfängt, werden sie von einer an Nährstoffen sehr reichen Lösung umspült, von welcher sie profitieren; dabei nehmen sie an Volumen zu. Unter ganz ähnlichen Bedingungen entwickeln sich auch die Antipoden. Ihre Kerne vermehren sich auch ganz wie Prillieux (68) und Olivier (64) für hypertrophierte Zellen festgestellt haben. Die Antipoden sind immer sehr plasmareich, wie auch Küster (51) für die prosoplastisch hypertrophierten Zellen angibt. Wie jene speichern die Antipoden Eiweißstoffe und für die Bereitung dieser notwendige Kohlehydrate auf. Ein Beweis dafür, daß Nährstoffe in reichlicher Menge an der Basis des Embryosackes eintreten, ist, meiner Meinung nach, auch die Tatsache, daß die Endospermkerne in dieser Gegend oft rasch an Größe zunehmen, ja hier und da ein recht beträchtliches Volumen zeigen. Die Fig. 72 veranschaulicht solche hypertrophierte Endospermkerne bei *Clematis*. Fig. 63 zeigt einen Endospermkern aus dem basalen Teil des Embryosackes bei *Anemone Hepatica*. Hier ist die Hypertrophie noch ausgeprägter als bei *Clematis*. Aus den Fig. 72 und 73 geht der Größenunterschied zwischen den am unteren und den am Mikropylende liegenden Endospermkernen hervor. Die Antipoden zeigen auch sehr nahe Beziehungen zu den Riesenzellen, wenn sie auch nicht in allen Fällen eine als riesig zu bezeichnende Größe erreichen. Aus den von mir angestellten Messungen geht aber hervor, daß das Maximalvolumen der Antipoden oft etwa zweihundertmal das jüngste Stadium der Zellen übertrifft. Das für die von Küster behandelten Riesenzellen charakteristische Verhalten der Kerne zeigen nicht nur die Antipoden der von mir studierten, sondern auch diejenigen anderer Familien. Die Chromatinsubstanz nimmt an Masse immer zu und Teilungen der Kerne sind nichts außergewöhnliches.

Aus den vorliegenden Untersuchungen der Antipoden in den Familien der Ranunculaceen, der Berberidaceen und der Papaveraceen geht wohl hervor, daß die Antipoden, die phylogenetisch unzweifelhaft als vegetativer Rest des weiblichen Prothallium zu betrachten sind, in den besprochenen, zum Teil auch in anderen Familien, infolge besonderer physiologischer Verhältnisse zu Zellhypertrophien geworden sind. Sie haben die Größe von Riesenzellen erhalten, zeichnen sich durch reichlichen

---

Dissertation (Bot. Ztg. Nr. 14/15, 1905) äußert er sich folgendermaßen: „Wenn die Antipoden Rudimente eines Organes der Phanerogamen-Vorfahren sind, so brauchen sie keineswegs jetzt noch eine für die Pflanze nützliche Funktion auszuüben".

Plasmagehalt, außerordentlich große Kerne aus, denen häufig noch die Fähigkeit zu mehr oder weniger typisch verlaufender Karyokinese zukommt. Sie liegen in der Leitungsbahn, durch welche dem Endosperm und dem Embryo die Nährstoffe von der Leitbündelendigung der Chalaza zugeführt werden. Ein Teil der sie passierenden Nährstoffe wird von ihnen zur eigenen Vergrößerung verbraucht. Anhaltspunkte zur Annahme einer resorbierenden, verarbeitenden, haustoriellen oder sekretorischen Tätigkeit zu Gunsten des Embryosackinhalts sind dagegen nicht vorhanden.

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

1. Andrews, F. M.: Development of the embryosac of Jeffersonia diphylla. (Bot. Gazette. Vol. XX. 1895.)
2. Areschoug, F. W. C.: Det fanerogama embryots nutrition. (Lunds univ. årsskrift. Lund. Tome XXX. 1894.)
3. Balicka-Iwanowska, G.: Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. (Flora. Bd. LXXXVI. 1899.)
4. Benson, M.: Contributions to the embryology of the Amentiferae. Part. I. (The Trans. of the Linn. Soc. of London. Ser. 2. Vol. III. 1888—1894.)
5. Billings, F. H.: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. (Flora. Bd. LXXXVIII. 1901.)
6. Campbell, D. H.: The development of the flower and embryo in Lilaea subulata. (Ann. of Botany. Vol. XII. 1898.)
7. —: Die Entwicklung des Embryosackes von Peperomia pellucida. (Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1899.)
8. —: Notes on the structure of the embryosac in Sparganium and Lysichiton. (Bot. Gaz. Vol. XXVII. 1899.)
9. —: Studies on the Araceae. (Annals of Botany. Vol. XIV. 1900.)
10. Cannon, W. A.: A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, Avena fatua. (Proceed. of the Californ. Acad. Sci. III. 1900.)
11. Chamberlain, C. J.: The embryosac of Aster novae-angliae. (Bot. Gaz. Vol. XX. 1895.)
12. —: Contribution to the life-history of Salix. (Bot. Gaz. XXIII. 1897.)
13. Chodat, R. et Bernard, C.: Sur le sac embryonnaire de l'Helosis guayanensis. (Journ. de Botanique. XIV. 1900.)
14. Conrad, A. H.: A contribution to life-history of Quercus. (Bot. Gazette. Vol. XXIV. 1900.)
15. Coulter, J. M.: Contribution to the life-history of Ranunculus. (Bot. Gazette. Vol. XXV. 1898.)
16. Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J.: Morphology of angiosperms. New York 1903.
17. Czapek, F.: Biochemie der Pflanzen. Bd. I. 1905.
18. Dunn, L. B.: Morphology of the development of the ovule in Delphinium exaltatum. (Proc of Amer. Ass Adv. Sci. 1900.)
19. Engler, A. und Prantl., K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil III. Leipzig 1894.
20. Ernst, A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana. (Flora. Bd. LXXXVIII. 1901.)
21. Fischer, A.: Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV. 1880.)
22. Frye, Th. C.: The embryosac of Casuariana stricta. (Bot. Gaz. Vol. XXXVI. 1903.)
23. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1901.

24. Goldflus, M.: Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliales et des antipodes chez les composées. (Journ. de Bot. Tome XII—XIII. 1898—1899.)
25. Guignard, L.: Recherches d'embryogénie végétale comparée. 1ère mém.: Légumineuses. (Ann. de sci nat. Sér. VI (Bot.). Tome XII. 1881.)
26. —: Sur l'origine du sac embryonnaire et le role des antipodes. (Bull. de la soc. bot. de France. Sér. II. Tome XXVIII. 1881.)
27. —: Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. des sci. nat. bot. Sér. VI. (Bot.). Tome XIII. 1882.)
28. —: Le double fécondation chez les Rénonculacées. (Journ. de Botanique. Tome XV. 1901.)
29. —: La double fécondation chez les Solanées. (Journ. de Bot. Tome XVI. 1902.)
30. Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.
31. Hall, J. G.: An embryological study of Limnocharis emarginata. (Bot. Gaz. Vol. XXXIII. 1902.)
32. Hegelmaier, F.: Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyler Keime mit Berücksichtigung der Pseudo-Monokotyledonen. Stuttgart 1878.
33. —: Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonen-Keimträger. (Bot. Zeitg. 1880.)
34. —: Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. (Nova acta ac. Caes. Leop.-Carol. G. Nat. eur. Bd. XLIX. 1887.)
35. —: Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. (Bot. Zeitg. 1889.)
36. Hermann, F.: Über regressive Metamorphosen des Zellkerns. (Anatom. Anzeiger. Jena 1888.)
37. Hill, Th. G.: The structure and development of Triglochin maritimum. (Ann. of Botan. Vol. XIV. 1900.)
38. Hofmeister, F.: Die chemische Organisation der Zelle. (Naturw. Rundschau. 1901.)
39. Hofmeister, W.: Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 1849. (Cit. bei Westermaier M.: siehe 97!)
40. —: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. (Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot. 1858.)
41. —: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. (Abh. d. k. S. Gesells. d. Wiss. VI. 1859.)
42. —: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. 1867.
43. d'Hubert, E: Recherches sur le sac embryonnaire. (Ann. d. sci. nat. (Bot.) Sér. VIII. Tom. II. 1895.)
44. Huie, L. H.: Changes in the cellorgans of Drosera rotundifolia, produced by feeding with egg-albumen. (Quarterly Journ. of Micr. Sci. Vol. 39. London 1897.)
45. —: Further study of cytological changes produced in Drosera. (Quarterly Journ. of Micr. Sci. Vol. 42. London 1899.)
46. Ikeda, T.: Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. I. Tricyrtis hirta. (The Bull. of the College of Agricult., Tokyo Imperial University. Vol. V. 1902.)
47. Johnson, D. S.: On the development of certain Piperaceae. (Bot. Gaz. Vol. XXXIV. 1902.)
48. Karsten, G.: Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. (Flora. Bd. XC. 1902.)
49. Koorders, S. H.: Über die Blütenknospenhydathoden einiger tropischer Pflanzen. (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIV. 1897.)
50. Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. (Zool. Jahrb. Abteil. für Anatom. und Ontog. der Tiere. Bd. IV. Jena 1891.)
51. Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
52. Laurent, M.: Recherches sur le developpement des Joncées. (Ann. d. sci. nat. Sér. VIII (Bot.). Tome XIX. Paris 1904.)
53. Lidforss, B.: Über die Wirkungssphäre der Glycose- und Gerbstoffreagentien. Lunds univ. årsskr. Tome XXVIII. (Lund 1892.)
54. Lloyd, F. E.: The comparative embryology of the Rubiaceae. (Mem. of the Torrey Bot. Club. Vol. VIII. 1899.)

55. Lötscher, P. K.: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. [Diss.] Freiburg 1905. (Sonderabdr. aus Flora. Bd. XCIV. 1905.)
56. Lotsy, J. P.: Contributions to the life-history of the Gnetum. (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Sér. II. Vol. I. 1899.)
57. Magnus, W.: Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis. L. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV. Berlin 1901.)
58. Mann, G.: The embryosac of Myosurus minimus L. (Transact. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edinburgh. 1892.)
59. Merrell, W. D.: A contribution to the life-history of Silphium. (Bot. Gaz. Vol. XXIX. 1900.)
60. Meyer, Arthur: Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Jena 1901.
61. Mottier, D. M.: On the embryosac and embryo of Senecio aureus. (Bot. Gaz. Vol. XVIII. 1893.)
62. —: Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. (Bot. Gaz. Vol. XX. 1895.)
63. Murbeck, S.: Über Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. (Lunds univ. årsskrift. XXXVIII. 1902.)
64. Olivier, L.: Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. (Bull. de la soc. bot. de France. Sér. II. Tome IV. 1882.)
65. Opperman, M.: A contribution to the life-history of Aster. (Bot. Gaz. Vol. XXXVII. 1904.)
66. Osterwalder, A.: Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus L.* (Flora. Bd. 85. 1898.)
67. Overton, J. B.: Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens.* (Bot. Gaz. Vol. XXXIII. 1902.)
68. Prillieux, E.: Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. (Compt. rend. hebd. des séanc. de l'acad. des sciences. Tome 92. Paris 1881.)
69. Prohaska, K.: Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne. (Bot. Zeitg. 1883.)
70. Rosenberg, O.: Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
71. —: Über die Embryologie von Zostera marina L. (Bihang till k. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. 27. Afd. III. No. 6. Stockholm 1901.)
72. —: Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. (Flora. Bd. 93. 1904.)
73. Schacht, H.: Der Baum. Berlin 1860.
74. Schaffner, J. H.: The embryosac of Alisma Plantago. (Bot. Gaz. Vol. XXI. 1896.)
75. —: The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. (Bot. Gaz. Vol. XXIII. 1897.)
76. Schmid, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen (wird nächstens als Dissertation veröffentlicht werden). Zürich 1905.
77. Schniewind-Thies, J.: Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
78. Schwere, S.: Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. (Flora Bd. 82. 1896.)
79. Shibata, K.: Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. (Vorläufige Mitteilung). (Biol. Centralbl. XXII. 1902.)
80. Strasburger, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878.
81. —: Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.
82. —: Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.
83. —: Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. (Bot. Ztg. 1880.)
84. —: Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. (Bot. Zeitg. 1900.)

85. Strasburger, E., Noll, F., Schenk, H. und Karsten, G.: Lehrbuch der Botanik. VI. Auflage. Jena 1904.
86. Tannert, P.: Entwicklung und Bau der Blüte und Frucht von *Avena sativa L.* [Dissertation] Zürich 1905.
87. Thomas, E. N.: Double fertilization in a Dicotyledon. — *Caltha palustris.* (Ann. of Botany Vol. XIV. 1900.)
88. Tischler, G.: Referat der Dissertation „Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage" von P. K. Lötscher, Freiburg 1905. – (Bot. Centralblatt. Bd. XCVIII. 1905.)
89. Tretjakow, S.: Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum L.* (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIII. 1895.)
90. Treub, M.: Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Vol. X. 1891.)
91. Vesque, J., Developpement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. (Ann. des sciences nat. Bot. Tome VI. 1878.)
92. Vesque, J.: Nouvelles recherches sur le developpement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. (Ann. d. sciences nat. Bot. Tome VIII. 1878.)
93. Vogl, A. E.: Die wichtigsten vegetabilischen Nahrungs- und Genußmittel. Berlin—Wien 1899.
94. Ward, H. M.: A contribution to our knowledge of the embryosac in angiosperms. (Journ. of the Linn. Society bot. 17. 1880.)
95. Warming, E.: Handbuch der systematischen Botanik. (Deutsche Ausgabe v. Knoblauch.) Berlin 1890.
96. —: Handbuch der systematischen Botanik. (Deutsche Ausgabe von M. Möbius.) Berlin 1902.
97. Westermaier, M.: Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. (Nova acta der kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. der Naturf. Bd. LVII. 1890.)
98. —: Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. (Beitr. zur Wiss. Bot. Bd. I. Abt. II. Stuttgart 1896.)
99. —: Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe". (Ber. d. d. bot. Gesell. Bd. XIV. 1896.)
100. Zacharias, E.: Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. (Flora Bd. 81. 1895.)

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—23.

Fig. 1. *Paeonia peregrina.* Längsschnitt durch die Antipodenregion kurz nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 2. *Paeonia peregrina.* Längsschnitt durch die Antipodenregion und die „zuführenden" Zellen. Vergr. 600/1.
Fig. 3. *Paeonia tenuifolia.* Degeneration der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 4. *Caltha palustris.* Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 5. *Caltha palustris.* Älterer Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 6. *Caltha palustris.* Längsschnitt der Antipodenregion mit anschließenden Nucelluszellen. Erste Teilung des Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 7. *Caltha palustris.* Ein- und zweikernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 8. *Caltha palustris.* Vor der Verschmelzung der Polkerne zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 9. *Caltha palustris.* Zweite Teilung der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 10. *Caltha palustris.* Höchste Entwicklungsstufe der Antipoden. Der Kern der Antipode zeigt schon den Anfang der Zerfallteilung. (Eine größere Anzahl freier Endospermkerne vorhanden.) Vergr. 600/1.
Fig. 11. *Caltha palustris.* Ein Teil einer degenerierenden Antipode im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 12. *Caltha palustris.* Endospermkerne. Vergr. 600/1.

Fig. 13. *Trollius europaeus.* Längsschnitt durch den Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 14. *Trollius europaeus.* Längsschnitt der Antipoden, welche beide zweikernig sind. Vergr. 600/1.
Fig. 15. *Trollius europaeus.* Längsschnitt der Embryosackbasis. Die Antipoden ruhen jetzt auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 16. *Helleborus foetidus.* Längsschnitt des Embryosackes vor der Verschmelzung der Polkerne; der eine Polkern liegt gerade unter dem auf der Zeichnung sichtbaren. Vergr. 175/1.
Fig. 17. *Helleborus foetidus.* Längschnitt durch den Embryosack. Primärer Endospermkern ist gebildet. Vergr. 175/1.
Fig. 18. *Helleborus foetidus.* Älteres Stadium des Embryosackes. Vergr. 175/1.
Fig. 19. *Helleborus niger.* Die Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 175/1.
Fig. 20. *Helleborus orientalis.* Degeneration der Antipoden. Vergr. 175/1.
Fig. 21. *Helleborus orientalis.* Degeneration der Antipoden; späteres Stadium als in Fig. 20. Vergr. 175/1.
Fig. 22. *Eranthis hiemalis.* Längsschnitt der unteren Hälfte des Embryosackes. Antipoden schon vor der Verschmelzung der Polkerne zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 23. *Eranthis hiemalis.* Die Antipodenregion im Längsschnitt. Die linke Antipode vierkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.

Tafel II.

Fig. 24—49.

Fig. 24. *Eranthis hiemalis.* Längsschnitt einer Antipode, gleich vor dem Anfang der Degeneration. Vergr. 600/1.
Fig. 25. *Eranthis hiemalis.* Teilung der freien Endospermkerne. Die schattierten Kugeln im Plasma sind ausgestoßene Nucleolarsubstanz. Die unschattierten Kreise stellen Amylodextrinkörner dar. Vergr. 600/1.
Fig. 26. *Eranthis hiemalis.* Ruhende Endospermkerne. Im Embryosackplasma sind Kugeln von Nucleolarsubstanz sichtbar. Vergr. 600/1.
Fig. 27. *Nigella arvensis.* Längsschnitt der Antipodenregion. Der primäre Endospermkern sehr jung. Vergr. 600/1.
Fig. 28. *Nigella arvensis.* Älteres Stadium in der Embryosackentwicklung im Längsschnitt. An der linken Seite des kleinen Antipodenpostaments ist eine schwache Vertiefung des Embryosackes bemerkbar. Vergr. 600/1.
Fig. 29. *Nigella arvensis.* Vollständig lateral gelegene Antipodengruppe, gleich vor dem Anfang der Obliteration. Vergr. 600/1.
Fig. 30. *Nigella arvensis.* Querschnitt einer Antipode auf ungefähr demselben Stadium wie in der Fig. 29. Vergr. 600/1.
Fig. 31. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch den basalen Teil des Embryosackes. Junges Stadium. Vergr. 600/1.
Fig. 32. *Isopyrum fumarioides.* Ältere Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 33. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt der Antipodenregion gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 34. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt der Antipoden nach der Bildung einer Anzahl freier Endospermkerne. Die Zellen sind sehr reich an Amylodextrinkörnern. Vergr. 600/1.
Fig. 35. *Isopyrum fumarioides.* Degenerationserscheinungen an den Antipodenkernen. Vergr. 600/1.
Fig. 36. *Actaea spicata.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 37. *Actaea spicata.* Ältere Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 38. *Actaea spicata.* Übereinander gelagerte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 39. *Actaea spicata.* Längsschnitt durch alte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 40. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt des unteren Teils des Embryosacks. Vergr. 600/1.
Fig. 41. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 42. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt der aus vier Zellen bestehenden Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 43. *Actaea Cimicifuga.* Zweikernige, basal gelegene Antipode. Vergr. 600/1.
Fig. 44. *Actaea Cimicifuga.* Degeneration eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.

Fig. 45. *Aquilegia Haenkeana.* Einkernige Antipoden vor der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 46. *Aquilegia vulgaris.* Älteres Stadium der Antipoden, welche jetzt zweikernig geworden sind. Vergr. 600/1.
Fig. 47. *Aquilegia Haenkeana.* Siehe Tafel III!
Fig. 48. *Aquilegia vulgaris.* Degenerierender Antipodenkern im Querschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 49. *Aquilegia Haenkeana.* Degenerierender Antipodenkern von der Fläche. Vergr. 600/1.

Tafel III.

Fig. 50—78.

Fig. 47. *Aquilegia Haenkeana.* Längsschnitt der Antipodengruppe nach der Bildung freier Endospermkerne. Die Antipodenkerne verschmelzen eben mit einander. Vergr. 600/1.
Fig. 50. *Delphinium elatum.* Längsschnitt der basalen Hälfte des Embryosackes vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 51. *Delphinium Consolida.* Längsschnitt durch die Antipodenregion; der primäre Endospermkern ist noch jung. Vergr. 600/1.
Fig. 52. *Delphinium nudicaule.* Antipoden vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 53. *Delphinium nudicaule.* Antipode nach der Bildung einiger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 54. *Delphinium formosum.* Degeneration des Antipodenkerns vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 55. *Aconitum Napellus.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 56. *Aconitum Napellus.* Die Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 57. *Anemone Pulsatilla.* Kernteilungen in den jungen Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 58. *Anemone alpina sulphurea.* Zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 59. *Anemone Pulsatilla.* Einkernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 60. *Anemone nemorosa.* Zweikernige Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Im Nucleolus des primären Endospermkerns sind krystallähnliche Körper sichtbar. Vergr. 600/1.
Fig. 61. *Anemone Hepatica.* Kernteilungen in alten Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 62. *Anemone Hepatica.* Kernfragmente alter, degenerierender Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 63. *Anemone Hepatica.* Endospermkern. Vergr. 600/1.
Fig. 64. *Clematis orientalis.* Kernteilung in einer jungen Antipode. Vergr. 600/1.
Fig. 65. *Clematis orientalis.* Einkernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 66. *Clematis Atragene.* Kernteilungen in den Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 67. *Clematis Flammula.* Anfangsstadium der Zerfallteilung eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 68. *Clematis orientalis.* Siehe Tafel IV!
Fig. 69. *Clematis orientalis.* Fragmentation eines Antipodenkerns. Vergr. 1400/1.
Fig. 70. *Clematis Flammula.* Fragmente der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 71. *Clematis Atragene.* Fragmente der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 72. *Clematis Atragene.* Endospermkerne aus der unteren Hälfte des Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 73. *Clematis Atragene.* Endospermkerne aus der oberen Hälfte des Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 74. *Myosurus minimus.* Junger Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 75. *Myosurus minimus.* Älteres Stadium in der Antipodenentwicklung. Vergr. 600/1.
Fig. 76. *Mgosurus minimus.* Siehe Tafel IV!
Fig. 77. *Myosurus minimus.* Alte Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 78. *Myosurus minimus.* Degenerierende Antipoden, vom Endosperm vollständig umschlossen. Vergr. 600/1.

Tafel IV.

Fig. 79—106.

Fig. 68. *Clematis orientalis.* Alte Antipoden auf Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 76. *Myosurus minimus.* Längsschnitt durch den Embryosack nach der Bildung einiger weniger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 79. *Trautvetteria palmata.* Längsschnitt eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 80. *Trautvetteria palmata.* Längsschnitt durch einen älteren Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 81. *Trautvetteria palmata.* Antipodengruppe im Längsschnitt nach der Teilung des primären Endospermkerns. Verg. 600/1.
Fig. 82. *Ranunculus acer.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 83. *Ranunculus acer.* Antipoden nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1
Fig. 84. *Ranunculus anemonefolius.* Junge Antipoden nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 85. *Ranunculus repens.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 86. *Ranunculus bulbosus.* Antipoden auf einem älteren Stadium des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 87. *Ranunculus arvensis.* Antipoden im Längsschnitt nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 88. *Ranunculus anemonefolius.* Älteres Stadium der Antipoden und des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 89. *Ranunculus repens.* Zweikernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 90. *Ranunculus falcatus.* Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 91. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt älterer Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 92. *Ranunculus aconitifolius.* Unregelmäßig geformte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 93. *Ranunculus repens.* Längsschnitt der Antipoden. Eine kleine Anlage eines Postamentes vorhanden. Vergr. 600/1.
Fig. 94. *Ranunculus Lingua.* Längsschnitt der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 95. *Ranunculus aconitifolius.* Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr 600/1.
Fig. 96. *Ranunculus repens.* Antipodengruppe auf einem hohen Postament gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 97. *Ranunculus montanus.* Die Antipoden auf demselben Stadium wie in 96. Die eine Antipode ist einkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 98. *Ranunculus bulbosus.* Antipode im Längsschnitt auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 99. *Ranunculus Ficaria.* Siehe Tafel V!
Fig. 100. *Ranunculus Flammula.* Degeneration eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 101. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Längsschnitt durch die basale Hälfte des Embryosackes vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 102. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Die Antipoden nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 103. *Thalictrum galioides.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Die eine Antipode ist einkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 104. *Thalictrum galioides.* Einkernige Antipoden auf älterem Stadium. Vergr. 600/1.
Fig. 105. *Thalictrum minus.* Siehe Tafel V!
Fig. 106. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Degenerierende Antipodenkerne. Vergr. 600/1.

Tafel V.

Fig. 107—126.

Fig. 99. *Ranunculus Ficaria.* Letztes Entwicklungsstadium der Antipoden. Die Degeneration der Kerne ist schon eingetreten. Vergr. 600/1.
Fig. 105. *Thalictrum minus.* Antipode im Längsschnitt gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 107. *Adonis aestivalis.* Junges Stadium der Antipodengruppe im Längsschnitt. Vergr. 600/1.

Fig. 108—109. *Adonis aestivalis.* Ein- und zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 110. *Adonis aestivalis.* Degenerierende Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 111. *Podophyllum peltatum.*
a) Längsschnitt des Eiapparats. Unter dem Eiapparat liegt der eine Polkern. Vergr. 600/1.
b) Längsschnitt durch die Antipodenregion mit den drei Antipoden und dem zweiten Polkern. Vergr. 600/1.
Fig. 112. *Epimedium pinnatum.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 113. *Epimedium pinnatum.* Ein älteres Stadium des Embryosackes, der primäre Endospermkern ist gebildet. Vergr. 600/1.
Fig. 114. *Epimedium pinnatum.* Degenerierende Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 115. *Epimedium alpinum.* Antipoden im Längsschnitt gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 116. *Berberis vulgaris.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 117. *Berberis aquifolium.* Längsschnitt durch den Embryosack nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 118. *Berberis aquifolium.* Anfangsstadium der Degeneration der Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 119. *Hypecoum procumbens.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 120. *Hypecoum procumbens.* Eine alte Antipode im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 121. *Hypecoum procumbens.* Embryo und Synergiden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 122. *Hypecoum procumbens.* Kern einer alten, großen Synergide. Vergr. 600/1.
Fig. 123. *Hypecoum procumbens.* Kern einer noch älteren und größeren Synergide. Vergr. 600/1.
Fig. 124. *Hypecoum procumbens.* Kern degenerierender Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 125. *Chelidonium majus.* Längsschnitt eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 126. *Chelidonium majus.* Ältere Antipoden. Vergr. 600/1.

Tafel VI.

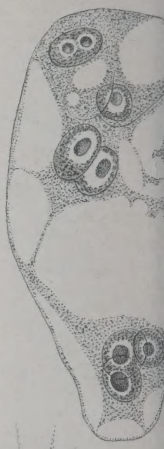
Fig. 127—145.

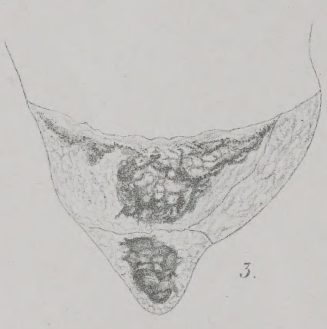
Fig. 127. *Glaucium flavum.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack Vergr. 600/1.
Fig. 128 u. 129. *Glaucium flavum.* Längsschnitte durch ältere Embryosäcke. Vergr. 600/1.
Fig. 130. *Glaucium flavum.* Querschnitt durch eine Antipodengruppe desselben Alters wie in Fig. 129. Vergr. 600/1.
Fig. 131. *Glaucium flavum.* Längsschnitt durch die Antipodenregion nach der Bildung einer kleinen Zahl freier Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 132. *Papaver Heldreichii.* Längsschnitt durch den Embryosack und den angrenzenden Nucellus vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 133. *Papaver Heldreichii.* Späteres Stadium in der Embryosackentwicklung. Vergr. 600/1.
Fig. 134. *Papaver dubium.* Längsschnitt durch die untere Hälfte des Embryosackes. Antipoden schief basal gelagert. Vergr. 600/1.
Fig. 135. *Papaver bracteatum.* Antipode vor der Vereinigung der Polkerne auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 136. *Papaver Heldreichii.* Antipoden kurz nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 137. *Papaver somniferum.* Längsschnitt durch die Antipodengegend des Embryosackes nach der Entstehung einiger weniger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 138. *Papaver Heldreichii.* Kern einer alten, sehr großen Antipode. Vergr. 600/1.

Fig. 139. *Papaver dubium.* Eine aus fünf Zellen bestehende Antipodengruppe im Querschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 140. *Dicentra spectabilis.* Längsschnitt durch die Antipoden eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 141. *Dicentra spectabilis.* Älteres Stadium der Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 142. *Corydalis nobilis.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 143. *Corydalis nobilis.* Alte Antipoden, die schon in Degeneration begriffen sind. Vergr. 600/1.
Fig. 144. *Fumaria officinalis.* Längsschnitt eines etwas älteren Embryosackes als in der Fig. 142. Vergr. 600/1.
Fig. 145. *Fumaria officinalis.* Degenerierender Antipodenkern. Vergr. 600/1.

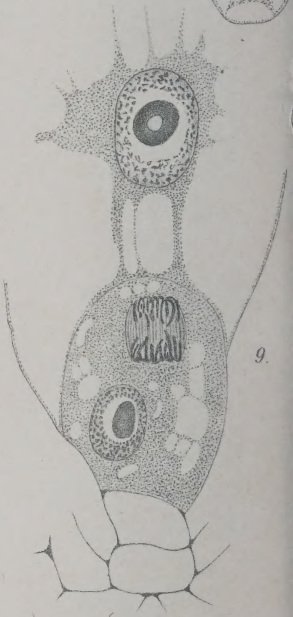
1.

2.

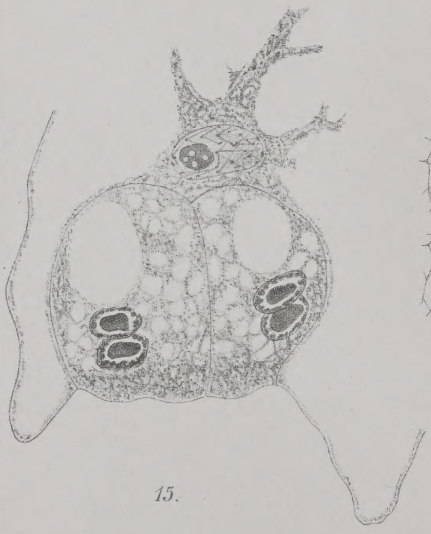




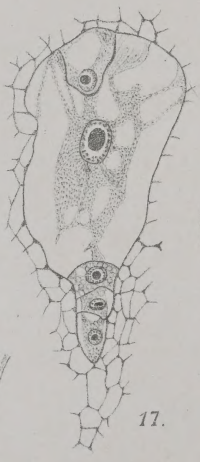
3.



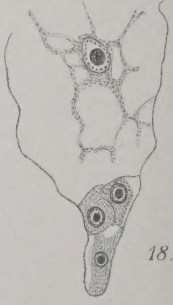
9.



15.

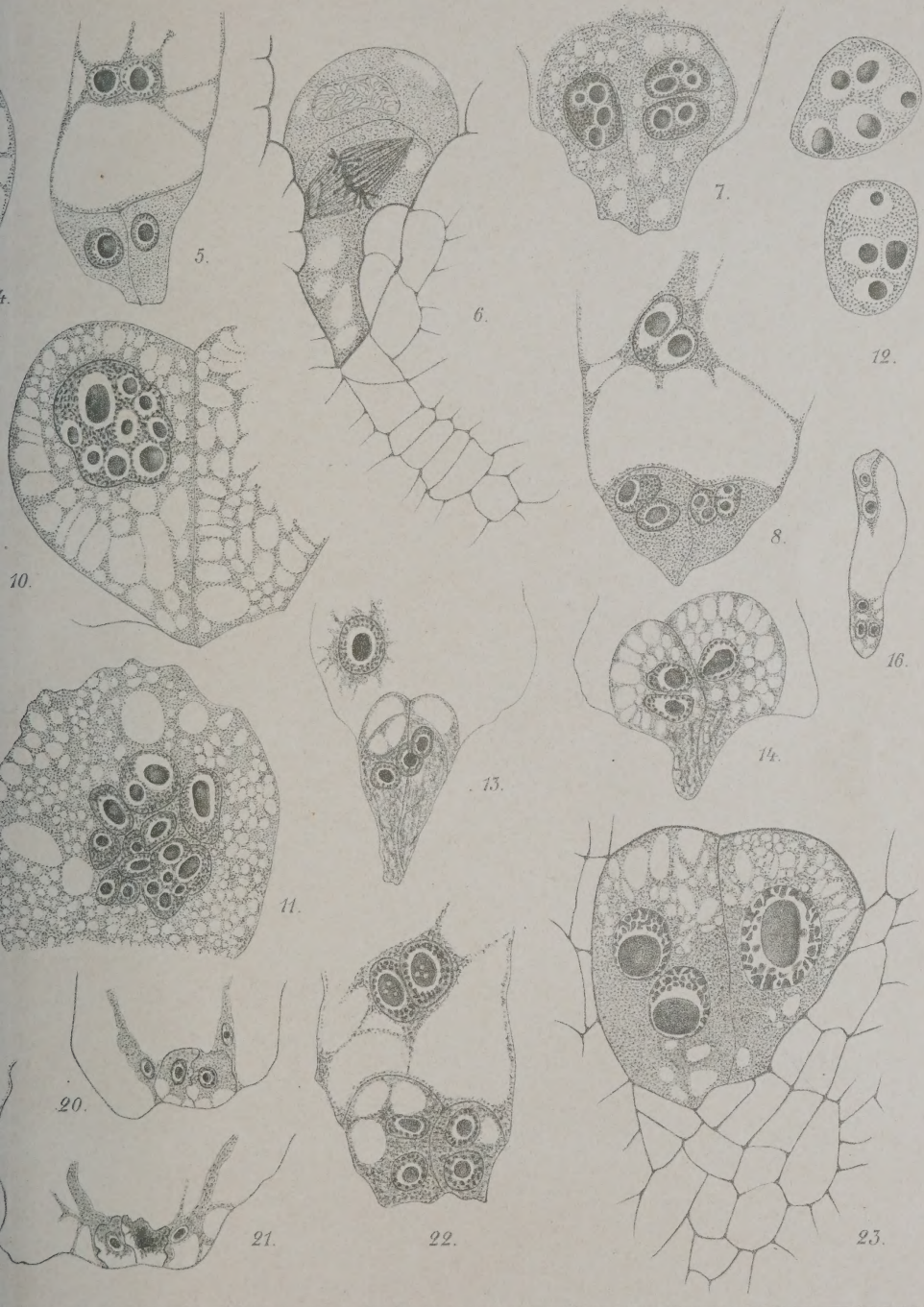


17.



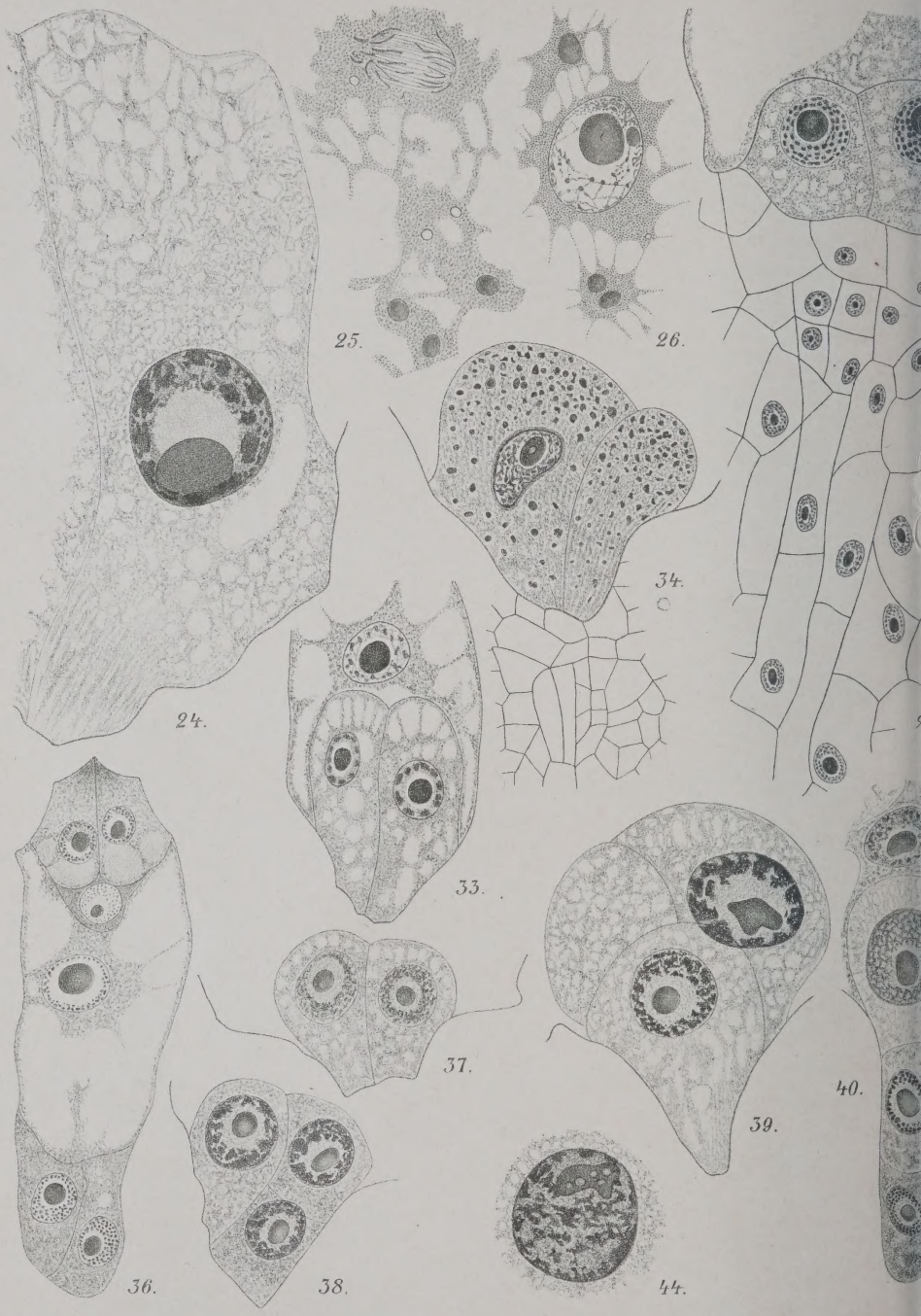
18.

19.



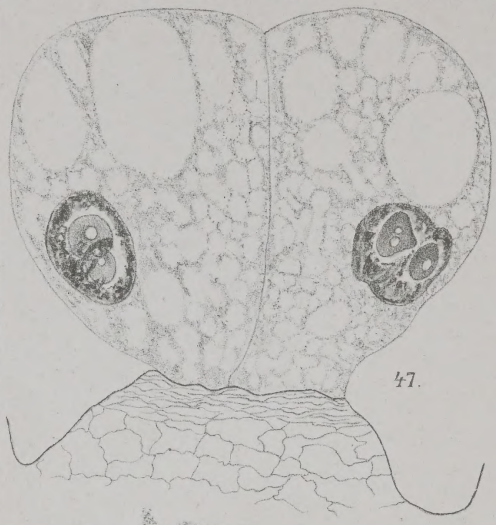
rich in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


24.
25.
26.
34.
33.
37.
36.
38.
39.
40.
44.

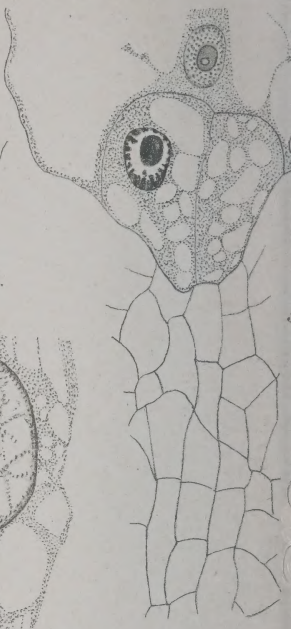
ich in Dresden.

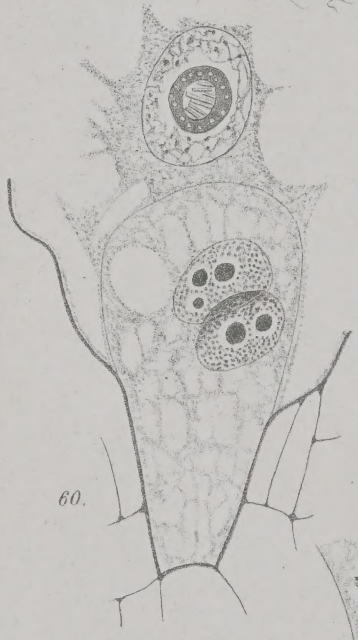
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



47.

50.

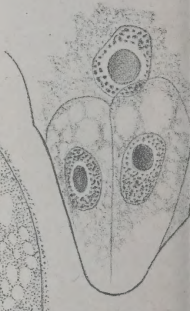




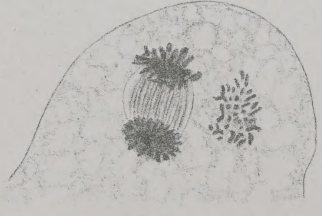
60.

64.

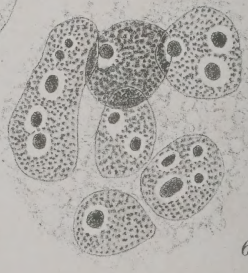
54.



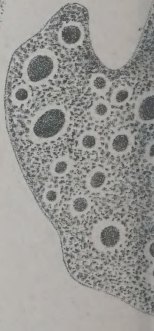
55.

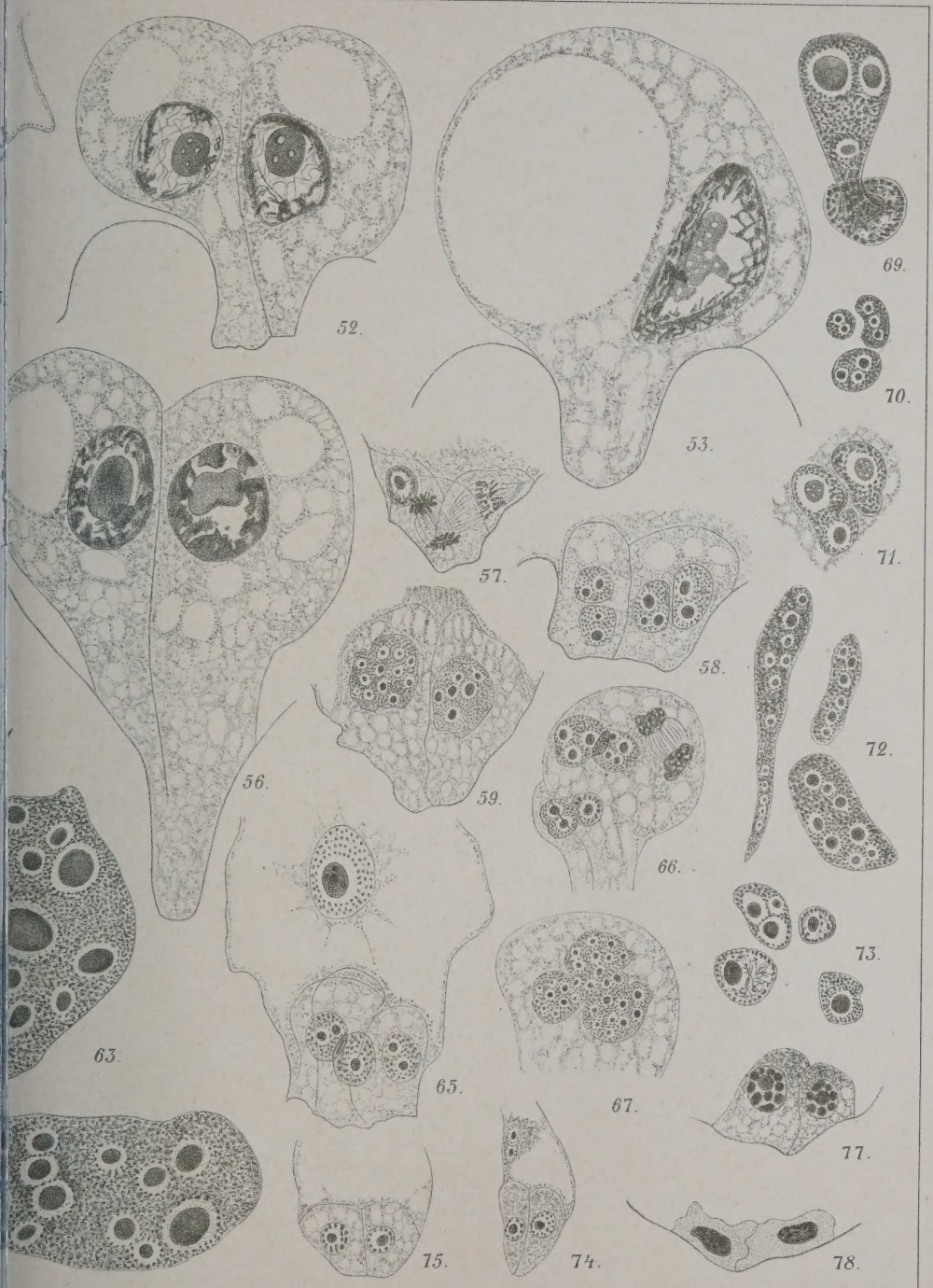


61.



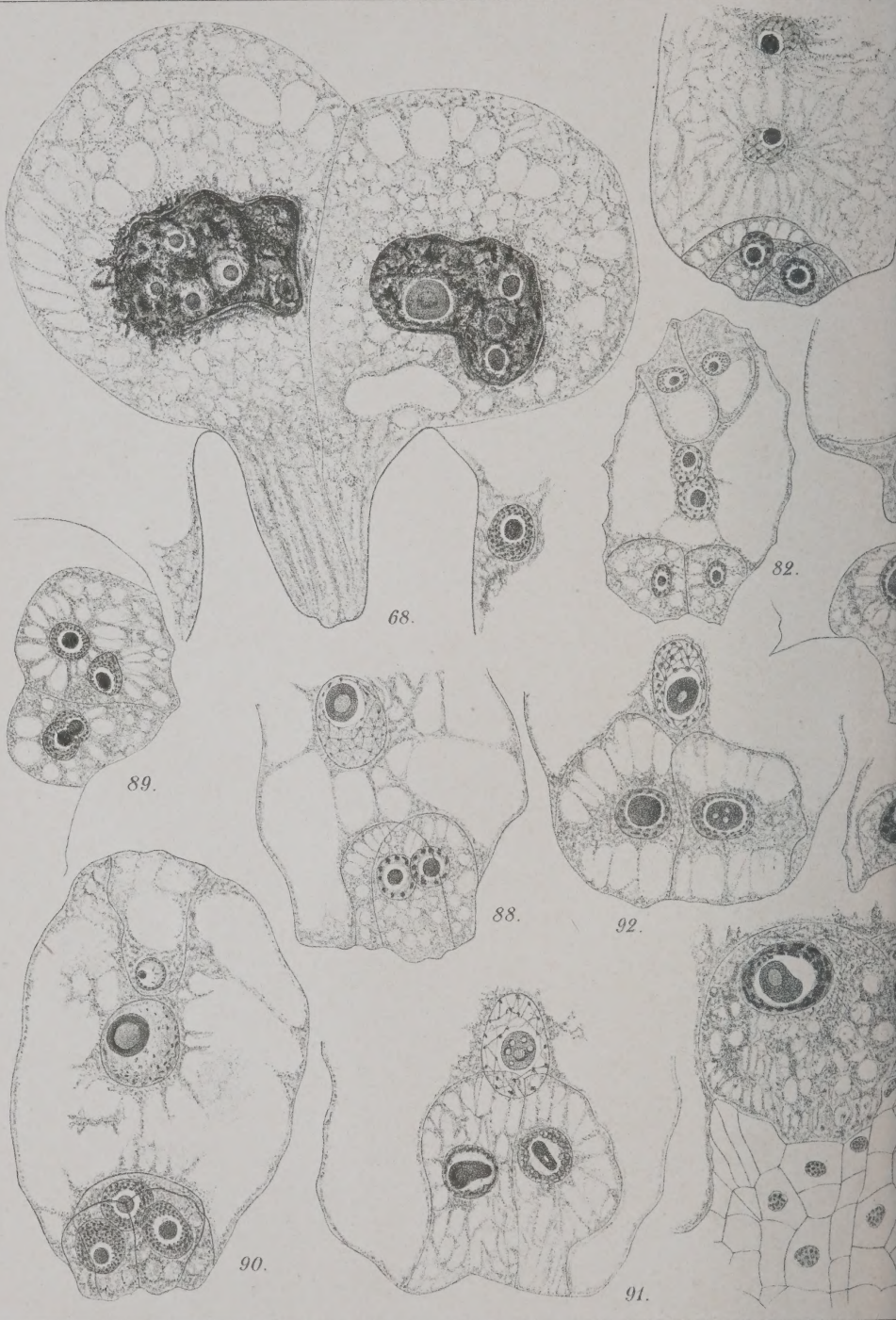
62.





ch in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



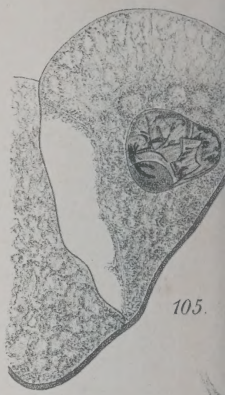
Harald Huss gez.

Verlag von

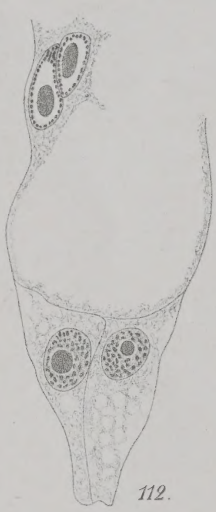
ich in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

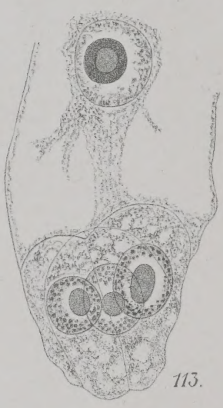
99.



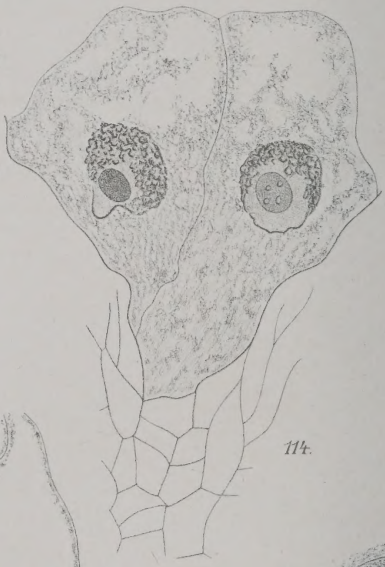
105.



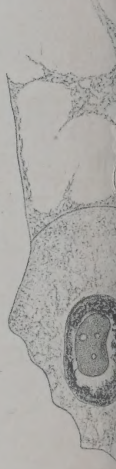
112.

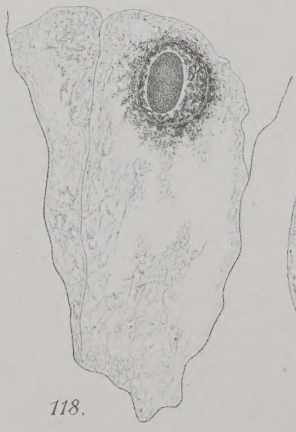


113.

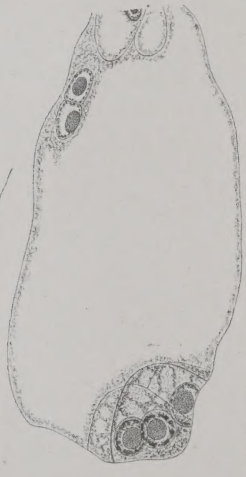


114.



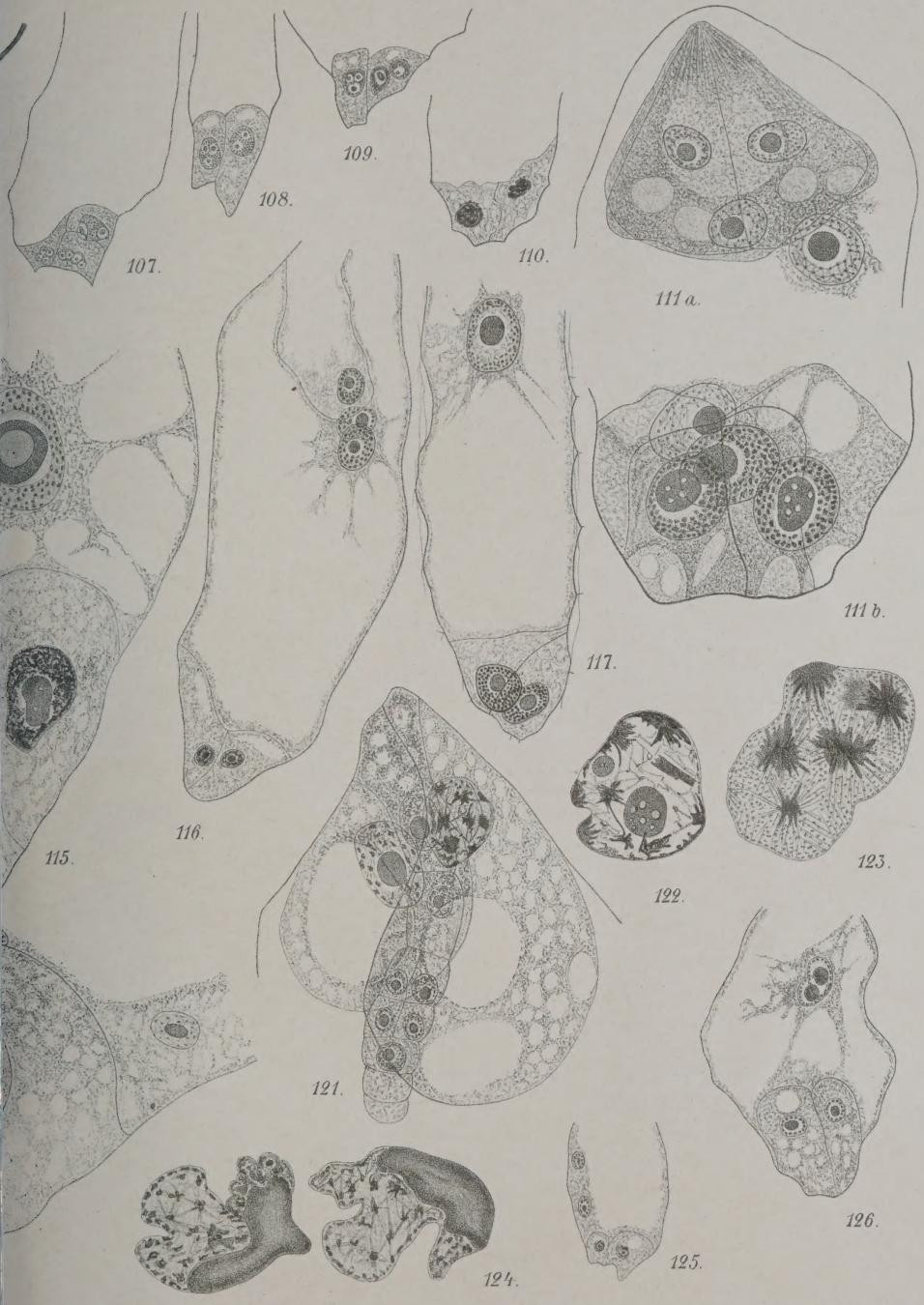


118.



119.

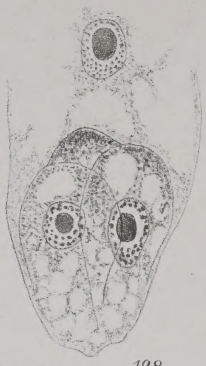
120



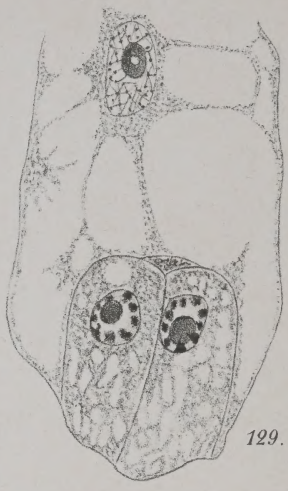
h in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

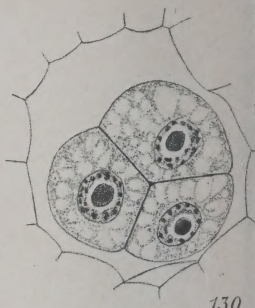
127.



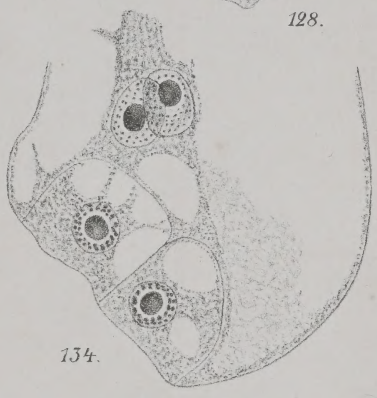
128.



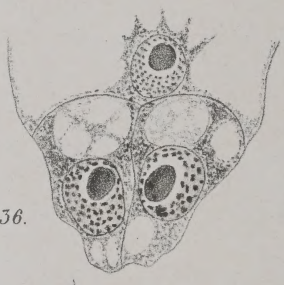
129.



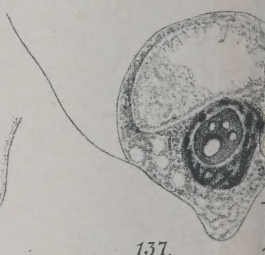
130.



134.

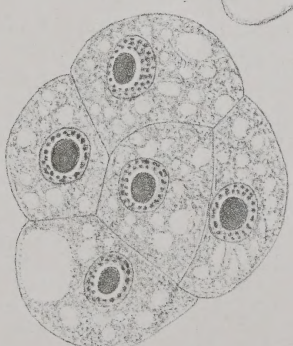


136.

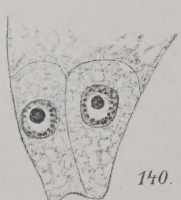


137.

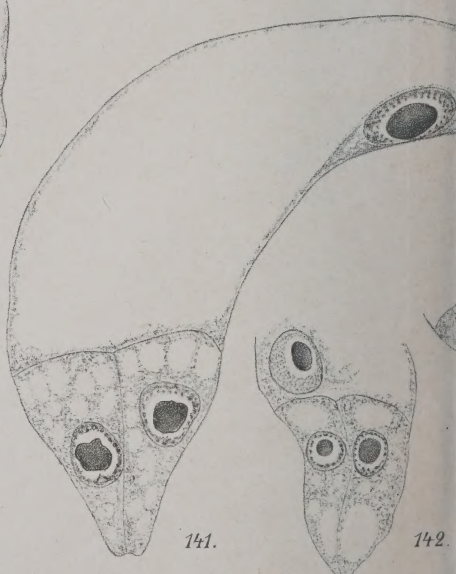
135.



139.

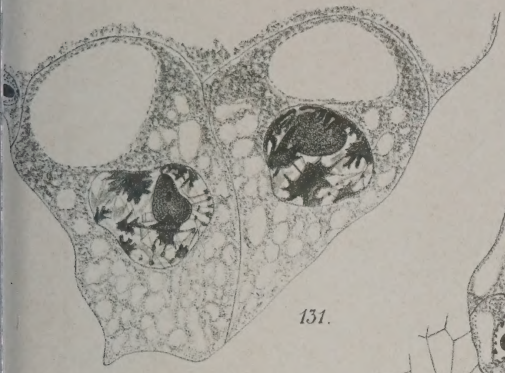


140.



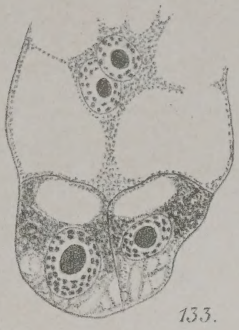
141.

142.

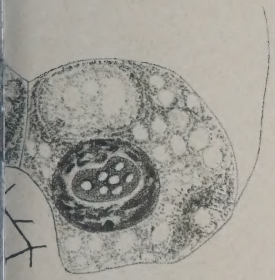


131.

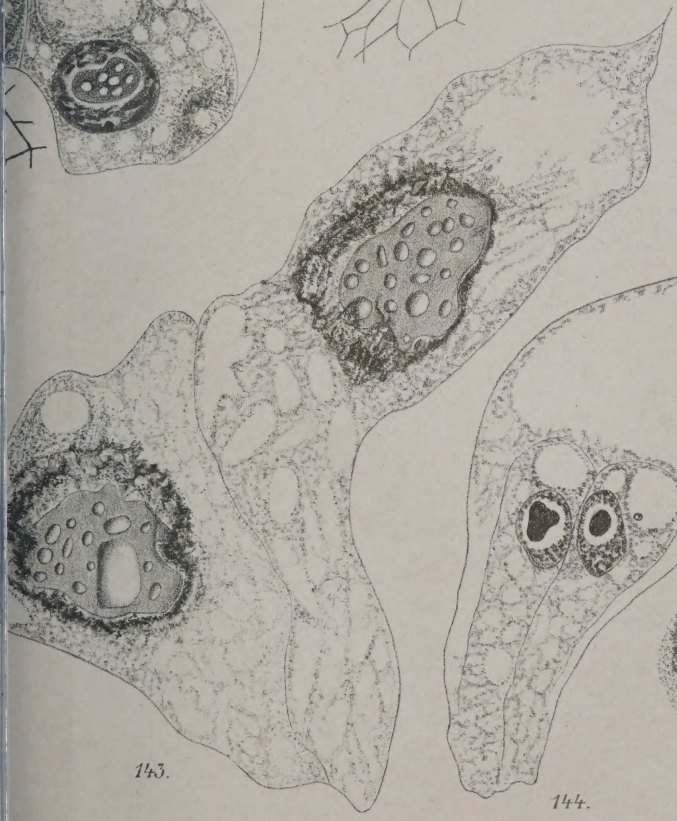
132.



133.



138.



143.

144.

145.

ich in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Oct. 25, 1933. 291679 Bot
Author Huss, Harald Axel H
Title [Beiträge zur Morphologie und Physiologie der] Antipoden.

DATE. | NAME OF BORROWER.

University of Toronto Library

DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU